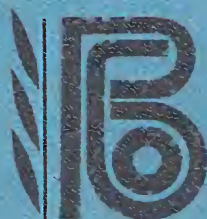


ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 85

3

МАРТ



Санкт-Петербург
„НАУКА”

2000

УДК 582.988 : 581.163 + 581.3

© А. С. Кашин, С. В. Залесная, В. В. Титовец, Е. А. Киреев

ПОТЕНЦИАЛ ФОРМООБРАЗОВАНИЯ АГАМНОГО КОМПЛЕКСА *PILOSELLA* (ASTERACEAE).

2. ЕСТЕСТВЕННАЯ МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ

A. S. KASHIN, S. V. ZALESNAJA, V. V. TITOVETS, E. A. KIREEV. SPECIATION POTENTIAL OF THE *PILOSELLA* (ASTERACEAE) AGAMIC COMPLEX. 2. NATURAL INTERSPECIES HYBRIDIZATION

Даны цитотаксономическая и ботанико-географическая характеристики естественных межсекционных гибридов фрагмента агамного комплекса *Pilosella* из Саратовской обл.: *P. × praealta-officinarum*, *P. × vaillantii-officinarum*, *P. × officinarum-echioides*, *P. × echioides-praealta*, *P. × praealta-vaillantii*, *P. × echioides-vaillantii*. Приведены данные по их репродуктивной биологии: срокам цветения, фертильности пыльцы, степени выраженности апомиксиса, семенной продуктивности и всхожести семян. Выявлено, что часть гибридов существует в виде локальных микровидов с устойчивым морфотипом и определенным ареалом, часть не имеет устойчивого морфотипа. Показано, что межвидовая гибридизация между апомиктичными формами идет с большей интенсивностью и ведет к более значительным последствиям в отношении формообразования, чем гибридизация между половыми и апомиктичными формами. Проанализированы различные типы гибридогенных форм, составляющих структуру агамокомплекса.

Ключевые слова: межсекционные гибриды, агамный комплекс, *Pilosella*.

Сравнительный анализ возможной роли апомиксиса и амфимиксиса в сальтационном формообразовании был дан ранее (Кашин, 1998, 1999). В данном цикле статей рассматривается структура фрагмента агамокомплекса *Pilosella* заказника «Алексеевские дачи» (окрестности с. Алексеевка Больше-Карабулакского р-на Саратовской обл.) как примера формообразовательного «котла». В первой статье (Кашин и др., 1999) приведены ботанико-географическая характеристика и репродуктивная биология базовых видов, на основе которых формируется агамокомплекс. В настоящей статье даются сведения о естественной межвидовой гибридизации в нем и о репродуктивной биологии естественных межвидовых гибридов.

Материал и методика

Выявляли типы и частоту встречаемости межвидовых гибридов в естественных ценозах в связи со способом размножения родительских и самих гибридных форм. Видовые названия и объем рода даны по Р. Н. Шлякову (1989). Фрагмент агамокомплекса *Pilosella* заказника представлен популяциями растений 4 базовых видов: *P. echioides* (Lumn.) F. Schultz et Sch. Bip., *P. officinarum* F. Schultz et Sch. Bip., *P. praealta* (Vill. ex Gochn.) F. Schultz et Sch. Bip., *P. vaillantii* (Tausch) Soják, произрастающими на заливном лугу и в его окрестностях, а также видов *P. officinarum* и *P. echioides*, отмеченных в остепненном сосновом бору, находящемся на расстоянии 3 км северо-западнее заливного луга. Между популяциями одних и тех же видов находится участок сплошного широколиственного леса, не пропускающий поток генов между ними. Более подробная характеристика указанных ценозов и распределения видов *Pilosella* в них дана ранее (Кашин и др., 1999).

Гибриды выявляли в популяциях по морфологическим признакам. Определение гибридов основных комбинаций по гербарным образцам осуществлено сотрудником

Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН А. Н. Сенниковым. Гербарные образцы хранятся на кафедре генетики Саратовского государственного университета им. Н. Г. Чернышевского (СГУ).

Использовали методики исследования, описание которых приведено в предыдущей статье (Кашин и др., 1999).

Цитотаксономическая характеристика межсекционных гибридов

В исследуемом фрагменте агамокомплекса с различной частотой встречаются гибриды всех возможных парных комбинаций базовых таксономических видов, в частности в реципрокных вариантах. Их морфологическое описание приведено в табл. 1. Мы не касаемся более сложных гибридогенных форм (тройных и более сложных гибридов). Общая схема естественной межсекционной гибридизации в исследуемых ценозах представлена на рис. 1.

P. × vaillantii-officinarum. Имеет устойчивый морфотип. Стебли 47—60 см дл., серовато-зеленые от войлочного опушения из звездчатых волосков, с рассеянными щетинками, в верхней части с единичными железистыми волосками. Прикорневые листья продолговато-ланцетные, 6—10 см дл. и 1.0—2.5 см шир. Стеблевые листья ланцетные в числе 3—4; как и прикорневые, сверху с единичными звездчатыми и скудными простыми волосками, снизу обильно звездчато опушенные. Соцветие рыхловильчатое с немногочисленными корзинками; акладий 1.5—2.0 см дл. Обертки корзинок 5—7 мм дл. Листочки обертки узколанцетные с хлопьевидным звездчатым опушением, единичными щетинками и обильным опушением из черных железистых волосков. Венчики и рыльца бледно-желтые, первые часто с антоциановыми полосками по верхнему краю. Подземные побеги единичные, короткие, с розеткой листьев на поверхности.

Растения морфологически ближе к *P. vaillantii*, который, вероятно, участвовал в гибридизации в качестве материнской формы. К ней гибриды ближе по общему габитусу, форме и размерам листьев, наличию стеблевых листьев, форме соцветия, наличию слаборазвитых подземных побегов, отсутствию надземных побегов. По характеру опушения листьев, стеблей и листочков обертки, цвету венчика гибриды ближе к *P. officinarum*.

P. × praealta-officinarum. Имеет устойчивый морфотип. Стебли 45—50 см дл., со скудными простыми и единичными железистыми и звездчатыми волосками, вверху рассеянно опушенные. Прикорневые листья ланцетно-эллиптические, 6—8 см дл., 2.5—3.0 см шир., голые с единичными простыми волосками по краям и центральной жилке. Стеблевые листья ланцетные в числе 2—3, 1—3 см дл. Соцветие зонтиковидное с 12—25 мелкими корзинками. Акладий 6—17 мм дл. Цветоносы со

ТАБЛИЦА 1

Степень морфологической близости гибридов *Pilosella* к родительским формам

Гибридная комбинация	Стебель	Боковые побеги	Листья	Опушение	Соцветия	Корзинка
<i>P. × echoides-officinarum</i>	+	+	+	+ —	+	—
<i>P. × officinarum-echioides</i>	+	—	+	+	+	—
<i>P. × vaillantii-officinarum</i>	+	+	+	+	+	—
<i>P. × echoides-vaillantii</i>	—	+	+	+ —	+ —	+ —
<i>P. × praealta-vaillantii</i>	+ —	+	+	—	+	—
<i>P. × vaillantii-praealta</i>	+ —	+	+	—	+	+
<i>P. × praealta-officinarum</i>	+	+	+	—	+	+
<i>P. × echoides-praealta</i>	+	+	+	+	+	+

Примечание. Ближе: «+» — к первой форме, «—» — ко второй форме.

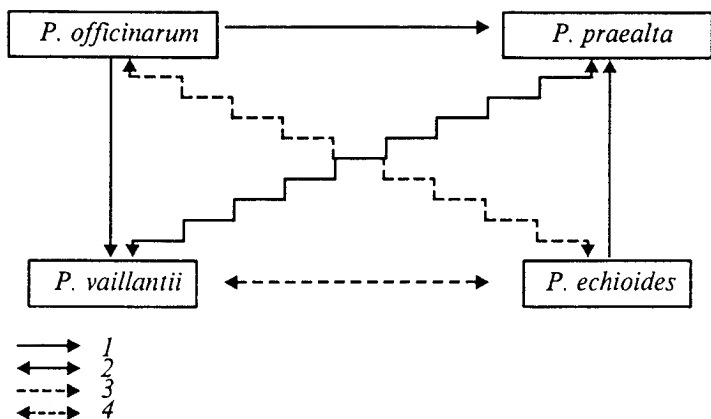


Рис. 1. Схема естественной гибридизации в агамокомплексе.

1 — частота встречаемости гибридов соответствует частоте встречаемости родительских форм, устойчивый морфотип; 2 — то же при неустойчивом морфотипе; 3 — микропулляция с устойчивым морфотипом; 4 — встречаются отдельные растения с неустойчивым морфотипом.

скудными железками, простыми волосками и звездчатым войлоком. Обертки 3—5 мм дл. Листочки обертки с темной серединой и светлой каймой, с хлопьями звездчатых волосков, скудными железками и щетинистыми простыми волосками. Венчики и рыльца бледно-желтые. По общему габитусу, форме листьев и соцветия, характеру опушения гибриды ближе к *P. praealta*.

P. × officinarum-echioides. Вероятно, встречаются производные как прямых, так и обратных скрещиваний, но чаще — морфологически более близкие к *P. officinarum*. Между крайними формами имеются переходные. Растения чаще всего имеют стебли 25—30 см дл. с хлопьевидным звездчатым опушением и скудными простыми отклоненными щетинками 3—5 мм дл. Прикорневые листья линейно-ланцетные, 4—8 см дл., 8—10 мм шир. Стеблевые листья в числе 2—3 сосредоточены в нижней части стебля. Те и другие сверху зеленые, рассеянно опушенные простыми волосками, снизу серые от густого войлочного опушения из звездчатых волосков. Имеются короткие единичные подземные побеги, образующие листовую розетку. Соцветие слабовильчатое с 2—6 корзинками, акладий 4—9 см дл. Обертки 8—9 мм дл., обильно опушены простыми и звездчатыми волосками с единичными железками. Венчики и рыльца серно-желтые.

Растения, более близкие к *P. echioides*, имеют стебли 50—60 см дл., слабоизвилистые. Листья удлинненно-ланцетные, 10—17 см дл., 1.5—2.0 см шир. Прикорневые листья ко времени цветения отсутствуют, стеблевые — в числе 6—8. Опушение стебля и листьев состоит из рассеянных, 4—5 мм дл., щетинистых отклоненных волосков и обильного звездчатого опушения. Соцветие рыхловильчатое (его ветви не превышают акладий) с 6—10 корзинками. Акладий 9—16 мм. Цветоносы с единичными темными железистыми волосками, рассеянными щетинистыми и с густым войлоком из звездчатых волосков. Обертки 7—8 мм дл. Листочки обертки войлочного-опушенные с рассеянными железистыми и простыми щетинистыми волосками. Венчики желтые, рыльца красно-оранжевые.

P. × praealta-vaillantii. Наблюдается непрерывный переход от одной крайней формы до другой. Крайняя форма, более близкая к *P. praealta*, имеет стебли 65—85 см дл. с хлопьевидным звездчатым и скудным простым опушением, в верхней части с рассеянными черными железистыми волосками. Прикорневые листья широколанцетные, 10—14 см дл. и 2.0—2.5 см шир., с рассеянными звездчатыми и простыми волосками, более обильными с нижней стороны листа. Стеблевые листья в числе 3—4, размерами значительно меньше прикорневых. Боковые побеги в числе 2—4, дуговидно восходящие, почти достигающие высоты главного побега, с 4—7 лан-

ТАБЛИЦА 2

Способ воспроизводства и плоидность гибридов
и родительских форм *Pilosella*

Гибридная комбинация	Гибрид	Родительские виды	
		первый	второй
<i>P. × officinarum-vaillantii</i>	а 5х = 54	а 6х = 54	а 5х = 45
<i>P. × officinarum-praealta</i>	а 5х = 54	а 6х = 54	а 5х = 45
<i>P. × officinarum-echioides</i>	а *	а 6х = 54	п 4х = 36
<i>P. × echioides-praealta</i>	а *	п 4х = 36	а 5х = 45
<i>P. × praealta-vaillantii</i>	а 5х = 45	а 5х = 45	а 5х = 45
<i>P. × echioides-vaillantii</i>	а *	п 4х = 36	а 5х = 45

Примечание. Воспроизводство: а — факультативно апомиктичное, п — половое. * — варьирующая около 5х плоидность.

цветными листьями, заканчиваются соцветием. Соцветие зонтиковидное с 10—30 корзинками. Обертки 5—6 мм дл., скудно опушены простыми, звездчатыми и железистыми волосками. Венчики и рыльца желтые.

Крайняя форма, более близкая к *P. vaillantii*, имеет стебли 65—85 см дл., светло-зеленые, у основания красноватые. Главный побег достигает 5—6 мм в диам., а 3—7 боковых — 3—4 мм в диам. Последние — косо восходящие, идущие от основания главного стебля, скудно опушенные простыми щетинистыми волосками 2—4 мм дл. с пушком из звездчатых волосков. Листья узколанцетные, прикорневые, 10—20 см дл., листья главного стебля достигают 7—10 см дл., боковых — 1—4 см дл. Листовые пластинки почти голые со скудными простыми и единичными звездчатыми волосками по краю и вдоль средней жилки. Соцветие рыхло-зонтиковидное. Акладий 1.0—2.5 см дл. Корзинки мелкие, почти цилиндрические, в числе 25—40. Обертки 3—5 мм дл. с хлопьевидным звездчатым пушком, скудными железками и единичными простыми волосками. Венчики и рыльца желтые.

P. × echioides-praealta. Имеет устойчивый морфотип. Стебли 70—80 см дл., внизу с рассеянными простыми и скудными звездчатыми волосками, сверху с примесью единичных железок. Боковые побеги в числе 1—3 косо вверх стоящие, похожие на главный, но тоньше и короче, заканчиваются соцветием. Прикорневые листья широколанцетные, в числе 5—7, 10—17 см дл., 2—3 см шир., со скудным опушением из простых и звездчатых волосков. Стеблевые листья в числе 2—3, ланцетные, 2—7 см дл. Соцветие рыхлое, зонтиковидное с 7—18 корзинками. Акладий 7—12 мм дл. Обертки 6—7 мм дл. Листочки обертки узковатые, со скудными железками, единичными простыми волосками, с рассеянными звездчатыми волосками. Венчики желтые, рыльца коричневатые.

P. × echioides-vaillantii. Морфотип неустойчив. Чаше всего растения имеют стебли 65—80 см дл., серовато-зеленые от хлопьевидного звездчатого опушения с единичными 2—3 мм простыми отклоненными волосками. Боковые побеги отсутствуют. Прикорневые листья в числе 4—5, ко времени цветения сохнут, ланцетные, 10—17 см дл. и 1.0—1.5 см шир. (не отличаются от нижних стеблевых). Стеблевые листья в числе 6—7 сосредоточены в основном в нижней половине стебля, сверху и снизу рассеянно опушенные простыми и единичными звездчатыми волосками. Соцветие зонтичное с 15—25 мелкими корзинками. Акладий 5—8 мм дл. Цветоносы белые от войлочного звездчатого опушения, с рассеянными щетинистыми волосками. Обертки 4—6 мм дл. Листочки обертки с хлопьевидным опушением из звездчатых волосков, единичными железками и умеренно частыми простыми волосками. Венчики и рыльца ярко-желтые.

По данным предварительного цитологического анализа, гибриды основных комбинаций — пентаплоиды (5х = 45) или их плоидность 2 варьирует около 5х (табл. 2).

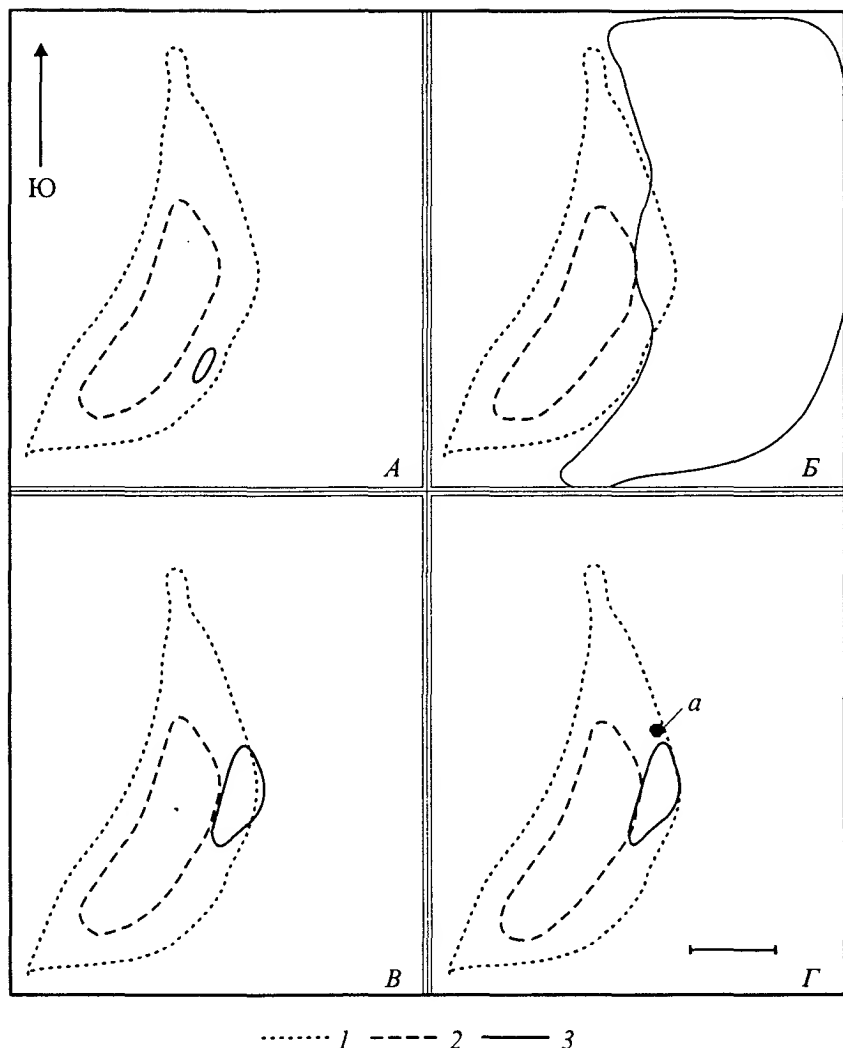


Рис. 2. Границы популяций двойных межсекционных гибридов исследуемого агамокомплекса *Pilosella* в северной части заказника «Алексеевские дачи».

А — *P. x vaillantii-officinatum* и *P. x praealta-officinatum*; Б — *P. x praealta-vaillantii*; Б — *P. x officinarum-echioides*; Г — микропопуляция *P. x praealta-echioides* и *P. x vaillantii-echioides*. Границы: 1 — луга, 2 — заливаемой части луга, 3 — распространения гибридной формы. Масштабная линейка — 100 м.

Особенности распространения гибридов

На заливном лугу и в его окрестностях представлены растения гибридных комбинаций всех 4 видов, а в остепненном сосновом бору — гибриды лишь тех 2 видов, которые здесь обитают (*P. officinarum* и *P. echioides*). Расположение популяций или отдельных растений двойных гибридов на заливном лугу и в его окрестностях показано на рис. 2. Растения *P. x officinarum-echioides* обнаружены по северо-западной окраине луга, растения *P. x vaillantii-officinatum* и *P. x praealta-officinatum* в виде отдельных популяций встречаются в его северо-восточной части. Популяции этих гибридов занимают площадь по самой границе популяций родительских видов, т. е. расположены в непосредственной близости от них, но с ними почти

не смешиваются. В то же время ареалы, занимаемые самими гибридными популяциями, совпадают. Площадь ареала около 200 м². Обе формы, таким образом, занимают обособленную от родительских форм экологическую нишу. Растения *P. × praealta-vaillantii* встречаются спорадически по всему ареалу, занимаемому *P. vaillantii*, а также по северо-западной части ареала *P. praealta*. Растения *P. × echioides-praealta* обнаружены в виде одной микропопуляции южнее границы популяции *P. echioides* на опушке сосновых насаждений на площади около 20 м². Растения *P. × echioides-vaillantii* встречаются одиночно на северо-западной окраине заливного луга.

Частота встречаемости основных межсекционных гибридов

Частота встречаемости растений *P. × praealta-officinarum* и *P. × vaillantii-officinarum* в пределах ареала от 1 до 15—20 на 1 м²; она примерно соответствует таковой растений родительских видов на самых «заселенных» участках их ареалов. Устойчивость морфотипов этих форм свидетельствует о том, что каждая из них имеет одномоментное происхождение, т. е. возникла от одной пары с удачной комбинацией генов и воспроизводится в ряду поколений без расщепления. Исходя из этого и из того, что формы занимают устойчивый в границах ареал, их вполне можно считать локальными микровидами.

Гибрид *P. × officinarum-echioides* представлен одиночными растениями в том и другом исследуемом ценозе (1 растение на 500—2000 м²). В отличие, например, от гибридов *P. × praealta-vaillantii* они никогда не обнаруживаются в ценозе в непосредственной близости друг от друга. Очевидно, большая часть их имеет независимое происхождение и часто элиминирует, не воспроизводясь в ряду поколений.

Гибрид *P. × echioides-praealta* обитает одной микропопуляцией численностью около 50 растений. Из результатов трехлетних наблюдений очевидно, что микропопуляция, являясь продуктом разового акта гибридизации, не проявляет достоверной тенденции к расширению границ и увеличению численности особей. Возможно, со временем она расширит численность и ареал, превратясь в локальный микровид.

Гибрид *P. × praealta-vaillantii* по частоте встречаемости и численности особей в ценозе не уступает родительским формам, а, скорее, даже превосходит их. В этом отношении он близок к гибридным формам *P. × officinarum-vaillantii* и *P. × officinarum-praealta*, но отличается крайней неустойчивостью морфотипа. Вероятной причиной этого могут быть легкость осуществления гибридизации между родительскими формами и (или) многочисленные возвратные скрещивания с родительскими формами.

Гибриды *P. × echioides-vaillantii* и *P. × officinarum-echioides* встречаются редко, отдельными растениями. Вероятно, акты гибридизации между родительскими формами случаются редко, и устойчивого семенного воспроизводства в ряду поколений у самой гибридной формы нет.

Репродуктивная биология основных гибридов агамокомплекса

Вегетативное размножение ни у одной из исследуемых гибридных форм ярко не выражено, только у некоторых форм имеются короткие подземные побеги, заканчивающиеся розеткой листьев. Все гибриды — многолетники.

Сроки цветения гибридов в остепненном сосновом бору и на заливном лугу, усредненные по данным 5 лет наблюдений (1993—1997 гг.), приведены на рис. 3. Сроки цветения *P. × vaillantii-officinarum* и *P. × praealta-officinarum* совпадают. Характерно, что эти гибридные формы цветут в среднем на неделю позже родительских (начало июля). Сроки цветения растений *P. × officinarum-echioides* (чаще всего — начало июля) и *P. × echioides-praealta* — промежуточные между сроками цветения родительских форм; это справедливо и для *P. × echioides-vaillantii*. Сроки цветения

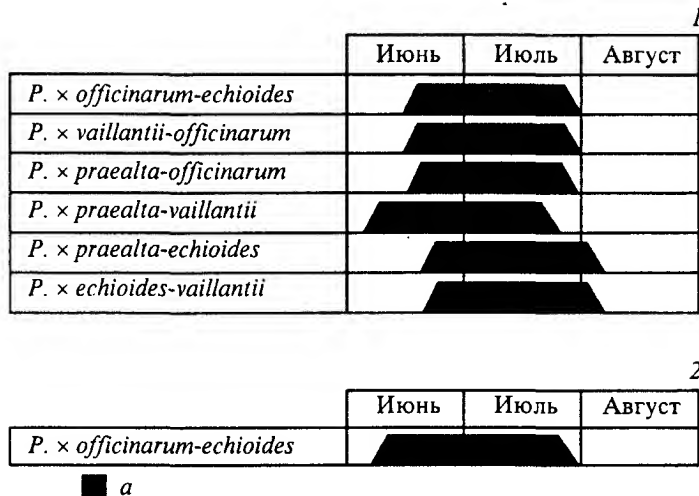


Рис. 3. Сроки цветения растений межсекционных гибридов агамокомплекса *Pilosella* на заливном лугу (1) и в остепненном сосновом бору (2).
а — фаза цветения.

P. × praealta-vaillantii совпадают с таковыми родительских форм (вторая половина июня—начало июля), что, вероятно, облегчает предполагаемую высокую частоту возвратных скрещиваний с родительскими формами.

Ранее (Кашин и др., 1999) было показано, что все родительские виды в обоих исследуемых ценозах имеют перекрывающиеся сроки цветения и территориально контактируют друг с другом. Поэтому неравномерность встречаемости гибридов различных комбинаций нельзя объяснить несовпадением сроков цветения или мест произрастания родительских видов. В ценозе заливного луга, правда, слабо представлена популяция *P. echioides*. Но обильность растений этой родительской формы в ценозе остепненного соснового бора принципиально не меняет ситуации с гибридизацией между *P. echioides* и *P. officinarum*.

Способ размножения. Растения *P. × vaillantii-officinarum* характеризуются относительно высоким уровнем стерильности пыльцы — 46.35 ± 5.76 %. Интересно, что у растений родительского вида *P. vaillantii* стерильность пыльцы достоверно выше, чем у гибрида (табл. 3). Частота зародышевых мешков с признаками апомиксиса у растений данной комбинации также относительно высока (35.39 ± 3.45), хотя в 1.5 раза уступает аналогичному показателю у родительских форм (табл. 4). У них отмечена и высокая завязываемость (63.41 — 78.13 %) апомиктических семян в течение всех 5 лет наблюдения. При этом показатель достоверно не различался как в случае изолирования кастрированных соцветий, так и в режиме самоопыления (табл. 5).

Результаты подтверждают сделанные ранее (Кашин и др., 1999) выводы о том, что высокая степень дефектности пыльцы, высокая частота зародышевых мешков с

ТАБЛИЦА 3

Качество пыльцы в популяциях родительских форм и гибрида
P. × vaillantii-officinarum

Вид	Пыльцевые зерна, шт.			Стерильность, %
	всего	нормальные	стерильные	
<i>P. officinarum</i>	2194	1085	1109	50.56 ± 6.16
<i>P. × vaillantii-officinarum</i>	2100	1127	973	46.35 ± 5.76
<i>P. vaillantii</i>	1300	1083	217	69.94 ± 6.80

ТАБЛИЦА 4

Частота встречаемости зародышевых мешков с признаками апомиксиса в популяциях родительских форм и гибрида *P. × vaillantii-officinarum*

Вид	Зародышевые мешки				
	всего, шт.	из них с признаками апомиксиса, %			
		всего	зародыш	эндосперм	зародыш + эндосперм
<i>P. officinarum</i>	615	56.21 ± 4.16	29.52	5.13	21.56
<i>P. × vaillantii-officinarum</i>	418	35.39 ± 3.45	21.68	10.31	3.40
<i>P. vaillantii</i>	310	50.90 ± 4.14	14.97	18.23	17.70

ТАБЛИЦА 5

Частота встречаемости апомиксиса у естественных гибридов *Pilosella*

Гибридная комбинация	Год анализа	Завязываемость семян, %	
		при самоопылении	при изолировании кастрированных соцветий
<i>P. × officinarum-praealta</i>	1995	—	82.49 ± 3.56
	1996	89.44 ± 4.16	—
<i>P. × officinarum-vaillantii</i>	1993	—	78.13 ± 3.43
	1994	—	72.08 ± 3.02
	1995	—	63.41 ± 9.27
	1996	72.42 ± 4.61	—
	1997	66.16 ± 5.74	—
<i>P. × praealta-vaillantii</i>	1997	75.52 ± 7.23	—
<i>P. × officinarum-echioides</i>	1997	47.92 ± 11.16	—
<i>P. × echioides-praealta</i>	1997	69.59 ± 5.36	—

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных.

ТАБЛИЦА 6

Всхожесть семян у естественных гибридов *Pilosella*

Вид	Год анализа	Всхожесть семян, %
<i>P. × officinarum-praealta</i>	1996	46.81 ± 5.24
<i>P. × vaillantii-officinarum</i>	1996	20.04 ± 3.16
	1997	35.82 ± 3.28
<i>P. × praealta-vaillantii</i>	1997	54.19 ± 6.21
<i>P. × officinarum-echioides</i>	1997	6.12 ± 3.61
<i>P. × echioides-praealta</i>	1997	57.55 ± 4.15

признаками апомиксиса и завязываемости семян в условиях беспыльцевого режима или самоопыления являются надежными диагностическими признаками факультативного апомиксиса у этих форм. В силу того что наиболее легко осуществимым, точным и надежным является контроль частоты апомиксиса по завязываемости семян в режиме самоопыления, для остальных гибридогенных форм мы ограничились только этим показателем.

Интересно, что растения фактически всех гибридных форм характеризовались более стабильной семенной продуктивностью, чем их родительские формы (табл. 5).

Приведенные данные говорят о том, что все исследованные формы размножаются факультативно апомиктично. В большинстве случаев частота апомиксиса у них высока и достоверно не различается. Исключением является *P. × officinarum-echioides*, у которого семенная продуктивность в режиме самоопыления отмечена на уровне 47.92 ± 11.16 %, в то время как у прочих была выше 60 %. Гибридные формы характеризовались довольно высокой всхожестью апомиктичных семян (около 50 %); низкая всхожесть отмечена у *P. × vaillantii-officinarum* (не более 36 %) и *P. × officinarum-echioides* (менее 10 %) (табл. 6). Сведения о семенной продуктивности и способе воспроизводства *P. × echioides-vaillantii* в силу единичности встречаемых в ценозе растений отсутствуют.

Обсуждение

В литературе (Маевский, 1940; Юксип, 1960; Шляков, 1989) для флоры Европейской России отмечены 9 гибридогенных видов, для которых в качестве родительских указаны базовые виды анализируемого фрагмента агамокомплекса.

1) *P. × rothiana* (Wallr.) F. Schultz et Sch. Bip. (= *P. echioides-officinarum*) с широким ареалом, включающим в себя Саратовскую обл. Проникает далеко за пределы предполагаемых родительских форм, исходя из чего А. Я. Юксип (1960) подвергает сомнению его гибридную природу. В исследуемых ценозах агамокомплекса растения этой комбинации являются производными 2 родительских видов, причем спорадически возникают здесь же; они не имеют устойчивого морфотипа, хотя чаще более близки к *P. officinarum*; несмотря на высокую семенную продуктивность, имеют низкую всхожесть семян и по этой причине не закрепляются в ценозе. Форма в ценозе существует в виде отдельных растений за счет многократности актов гибридизации и многолетности растений.

2) *P. × collina* (Gochn.) Soják: *P. × fallax* Willd. (= *P. echioides-vaillantii*) с широким ареалом; для Саратовской обл. не отмечен. В исследуемых ценозах встречаются одиночные растения, которые явно возникают в данном ценозе. Интересно, что *P. fallax*, как полагают, имеет разорванный ареал: не отмечен для центральной России, т. е. в пределах совместного распространения обоих родительских видов, но распространен в северных районах Европы (где отсутствует *P. echioides*) и на Кавказе (где отсутствует *P. vaillantii*), т. е. по границе или за границей ареала одного из родительских видов; здесь он существует как реликт и поддерживает свое существование за счет самовоспроизводства. Наши материалы дают основания говорить о том, что гибридные растения этой комбинации с определенной частотой возникают и в центральной части ареала обоих родительских видов, но по какой-то причине не закрепляются здесь.

3) *P. × fallacioformis* (Litv. et Zahn) Schljak. (= *P. vaillantii/echioides/officinarum*) — эндемик. Ареал включает в себя Саратовскую обл. Такие гибриды для исследуемых ценозов нетипичны, хотя не исключено, что в ценозе заливного луга встречаются отдельные растения, но также внутриценозного происхождения.

4) *P. × bifurca* (Bieb.) F. Schultz et Sch. Bip. (= *P. echioides-officinarum*) для региона не отмечен; приведенный ареал ограничен Кавказом и Крымом. Однако отдельные растения этой комбинации есть в исследуемых ценозах, причем с разной степенью близости к *P. echioides*.

5) *P. × calledon* (Tausch ex Peter) Soják. (= *P. praealta-echioides*) также для региона не отмечен. В исследуемом фрагменте агамокомплекса обнаружена одна микропопуляция, вероятно, клонового происхождения. Мы не склонны допускать, что она является продуктом иммиграции. Скорее всего, она возникла в ценозе за счет разового акта гибридизации с последующим семенным воспроизводством. Судя по всему, возраст данной микропопуляции не более 8—10 лет. Не исключено, что отдельные растения этой комбинации встречаются и в других местах ценоза. В прошлом могли иметь место факты возникновения таких гибридов, элиминировавших из ценоза.

6) *P. × longa* (Naeg. et Peter) Schljak. (= *P. echiioides/officinarum/praealta*) отмечен для Крыма (Шляков, 1989). Отдельные растения могут быть в ценозе заливного луга, но в сборах не выявлены.

7) *P. × densiflora* (Tausch) Soják.; *P. ziziana* (Tausch) F. Schultz et Sch. Bip. и др. (= *P. vaillantii-praealta*) имеет обширный ареал, включающий в себя Саратовскую обл. В ценозе заливного луга растения данной комбинации представлены широко. Однако неустойчивость их морфотипа при наличии всего спектра переходов от признаков одной родительской формы до признаков другой и отсутствие этих гибридов в аналогичных биотопах вне описываемого ценоза говорит о том, что эти гибридные формы возникли в самом ценозе. Многие из них, вероятно, являются продуктами многочисленных, а возможно, и многоэтапных возвратных скрещиваний. Гибридизация между растениями 2 родительских видов и гибридных производных, вероятно, носит беспорядочный характер и осуществляется относительно свободно.

8) *P. × arida* (Freyn) Schljak. (= *P. praealta-officinarum*) и *P. × brachiata* (Bertol. ex Lam.) F. Schultz et Sch. Bip. (= *P. officinarum-praealta*) для региона не отмечены. В ценозе заливного луга растения данной комбинации представлены широко и имеют устойчивый морфотип. Популяция заливного луга велика и может быть определена в качестве локального микровида. Представляется маловероятным, что она когда-либо имела контакты с родственными популяциями из других ценозов или что ее нахождение в ценозе является следствием иммиграционного потока, т. е. происхождение ее явно лежит не вне исследуемого ценоза.

9) *P. × kalksburgensis* (Wiesb.) Soják. (= *P. vaillantii-officinarum*) (Шляков, 1989) и *P. × laschii* Zahn. (= *P. vaillantii-officinarum*) для региона не отмечены. В отношении растений данной гибридной комбинации, обитающих на заливном лугу, справедливо все, что указано для предыдущей комбинации.

Таким образом, наблюдающиеся в исследуемых ценозах гибридогенные формы имеют внутриценозное происхождение. Они не имели и не имеют контакта с другими популяциями этих гибридных комбинаций, возникших, вероятно, независимо и во многих местах указываемых для них ареалов. Спорадичность и многократность возникновения и различная комбинация генотипов и порождает присущий им полиморфизм.

Но это же порождает и близкий к неразрешимому вопрос о правомочности объединения в один вид гибридов между одними и теми же видами, но возникших независимо, т. е. в генезисе своем не связанных. Ведь родственность их ограничивается лишь тем, что они являются продуктами независимых актов гибридизации между растениями одних и тех же родительских видов. Они факультативно апомиктичны и, вероятно, потенциально репродуктивно совместимы друг с другом даже при независимом происхождении. Но эта их совместимость опять же восходит не к общности происхождения, не к дивергенции от общего предка, а к ретикулярному образованию в результате гибридизации разных особей одних и тех же родительских видов в различных, подчас очень удаленных частях их ареалов. Они, вероятно, могут иметь различную судьбу: вновь и вновь возникать, элиминировать или воспроизводиться, расширять ареалы, сливаясь ими при расширении. Но при всей сложности отследить их генезис, выделять в качестве реальной биологической формы ранга локального или более обширного по ареалу и численности особей микровида можно, вероятно, только форму, происходящую от продуктов одного акта отдаленной гибридизации.

Очевидно, что, пытаясь разобраться с тем, какого ранга и в каком числе имеют место формы в агамокомплексе, мы беремся разрешить заведомо неразрешимую задачу, ибо пытаемся остановить чрезвычайно динамичный процесс формообразования и вычленил в качестве самостоятельных и устойчивых формы, находящиеся на стадии возникновения или динамичного становления (т. е. по сути своей еще нестабильные, промежуточные формы). То, что это процесс возникновения и становления форм, очевидно. Но очевидно и то, что нестабильную форму невозможно определить в границах, как ее собственных (в смысле ее свойств и признаков), так и пространственных (в смысле ареала, ею занимаемого).

Интересно, что продуцируемые в ценозе гибриды находятся далеко не в одинаковых отношениях с исходными родительскими формами и имеют различную судьбу. Гибриды одних комбинаций (*P. × praealta-vaillantii*), вероятно, относительно свободно возникают и часто возвратно скрещиваются с растениями родительских форм, в то время как другие (*P. × praealta-officinarum* и *P. × vaillantii-officinarum*) — не скрещиваются и поддерживают внутреннюю морфологическую однородность за счет этого. Так как они относятся к факультативно апомиктичным видам и с определенной частотой, вероятно, реализуют потенциал полноценного полового воспроизводства, они должны обладать каким-то пока неизвестным механизмом поддержания морфологической однородности и при половом воспроизводстве. Третьи (*P. × officinarum-echioides* и *P. × echioides-vaillantii*) возникают многократно, но с очень низкой частотой и, вероятно, постоянно элиминируют. Вероятно, эта картина на микроуровне отражает те процессы, которые идут и в масштабах всего агамокомплекса.

Представляет интересным и то, что популяции 2 из 4 базовых видов агамокомплекса находятся на границе основного ареала видов (*P. vaillantii* и *P. praealta*) (Кашин и др., 1999). По наш взгляд, именно с этим фактом крайних (по отношению к нормальным условиям в границах основного ареала) условий обитания может быть связан широкий веер гибридов между ними. Именно по этой причине, может быть, 2 этих вида выступают основой создания структуры анализируемого фрагмента агамокомплекса в ценозе заливного луга. При этом в результате множественных актов гибридизации и обеспечения условий для возвратных скрещиваний они создают непрерывный спектр переходов морфотипов от признаков одного родительского вида до признаков другого. Они участвовали и в образовании локальных микровидов (*P. × vaillantii-officinarum* и *P. × praealta-officinarum*). Да и при гибридизации с растениями полового вида *P. echioides* по крайней мере *P. praealta* дал локальную популяцию, которая со временем, вероятно, может достичь ранга локального микровида. Кстати сказать, именно гибридные комбинации с *P. praealta* во всех случаях без исключения создают наибольшую сложность для понимания, оставляя сомнения в том, какие формы участвовали в гибридизации. Примерно у десятка гибридов с участием этой формы мы так и не рискнули интерпретировать тип гибридной комбинации. Справедливости ради следует отметить, что гибридогенные производные между растениями видов, участвующих в формировании структуры анализируемого фрагмента агамокомплекса, встречаются зачастую и в других районах (например, на северо-западе Восточной Европы). Это, по видимости, делает уязвимым предположение о том, что сложная картина гибридизации в анализируемом фрагменте агамокомплекса связана с пограничностью условий обитания 2 из 4 базовых видов. Однако для окончательных заключений необходимо отследить историю возникновения гибридогенных производных в иных местах в пределах ареалов этих видов. Значит, все же есть основания в качестве рабочей гипотезы ставить вопрос о возможной роли в генезисе агамокомплекса пограничных, стрессовых условий, интенсифицирующих формообразовательный процесс, в данном случае гибридогенное формообразование. Об этом уже шла речь выше.

Ситуация в 2 ценозах анализируемого фрагмента агамокомплекса красноречиво говорит о потенциале синтетогенеза у апомиктичных и половых форм. В ценозе, где обитают лишь по одному половому и апомиктичному виду (остепненный сосновый бор), встречаемость растений гибридной комбинации чрезвычайно низка (лишь на уровне отдельных растений с неустойчивым морфотипом). В ценозе, где представлены 3 апомиктичных и 1 половой виды, гибриды между апомиктичными видами встречаются так же часто, как и сами родительские формы. В то же время и этот ценоз явно обеднен гибридами между апомиктичным и половым видами. Из 3 возможных таких комбинаций только в комбинации *P. × praealta-echioides* выявлена локальная микропопуляция, являющаяся, вероятно, производным одного удачного акта гибридизации. В остальных случаях гибриды встречаются чрезвычайно редко.

Маловероятно, что картина гибридогенеза в ценозах связана с пloidностью растений родительских форм, хотя определенная тенденция в этой связи прослежи-

ваются. Гибридные формы между родительскими видами одного уровня плоидности (*P. × praealta-vaillantii*) имеют неустойчивый морфотип и многочисленны в ценозе, т. е. гибридизируют, вероятно, часто, в том числе и возвратно с одним или обоими родителями. Гибридные формы между родительскими видами разных уровней плоидности имеют тенденцию к устойчивости морфотипа (*P. × vaillantii-officinarum*, *P. × praealta-officinarum*, *P. × praealta-echioides*), но наблюдается и обратное (*P. × officinarum-echioides*). К тому же в последних комбинациях гибриды чрезвычайно малочисленны в ценозах. Исходя из этого, более оправданно считать, что имеющаяся в ценозах картина гибридогенеза в большей мере связана со способом размножения исходных форм, чем с их плоидностью. Таким образом, апомиктичные формы имеют гораздо больший потенциал гибридогенного формообразования, чем их половые сородичи, причем реализуют его более эффективно в скрещиваниях между собой, а не в скрещиваниях с половыми формами.

По результатам исследования гибриды *P. × praealta-officinarum* и *P. × vaillantii-officinarum* оправданно отнести к категории локальных микровидов (стабильный морфотип, стабильное воспроизводство в ряду поколений через факультативный апомиксис, устойчивый, хотя и локальный ареал). Не исключено, что эти микровиды возникли в результате единственных актов межвидовой гибридизации. Именно благодаря воспроизводству в ряду поколений, а не постоянному возникновению вновь гибриды этой комбинации имеют устойчивый морфотип. Вероятно, нет высокого уровня возвратных скрещиваний. Не исключено, что они репродуктивно изолированы от родительских форм. Гибриды *P. × praealta-vaillantii* наряду с воспроизводством в ряду поколений еще и возникают в ценозе вновь и вновь; имеет место беспорядочный поток генов между родительскими видами через «гибридогенный мост». Скорее всего, многие из гибридов этой комбинации являются продуктами возвратных скрещиваний с тем и (или) другим родителем, возможно, неоднократных.

Еще одним аргументом в пользу того, что гибриды *P. × vaillantii-officinarum* и *P. × praealta-officinarum* — локальные микровиды, является то, что их популяции находятся вне границ популяций обоих родительских форм, а их экологические ниши отличны от родительских. В то же время *P. × vaillantii-praealta* занимает ареалы родительских форм.

Гибриды *P. × officinarum-echioides* в обоих ценозах возникают спорадически и, скорее всего, быстро элиминируют. Фон из малочисленных растений этой комбинации поддерживает, вероятно, исключительно благодаря их многолетности и новообразованию. В пользу этого говорит предельная неустойчивость их морфотипа, чрезвычайная малочисленность.

P. × echioides-praealta представлены одной микропопуляцией. Мы склонны считать, что это продукт разового возникновения и последующего апомиктичного воспроизводства. Имеют устойчивый морфотип. Возможно, это пример ранней стадии возникновения локального микровида.

Гибриды *P. × echioides-vaillantii* представлены единичными растениями с нестабильным морфотипом. Вероятно, возникали неоднократно, но редко. Скорее всего, элиминируют, не воспроизводясь в ряду поколений.

Таким образом, процесс гибридогенного формообразования в агамокомплексе идет постоянно, но далеко не с одинаковой интенсивностью при гибридизации разных форм. Одни гибридные формы уже закрепились на уровне локальных микровидов, другие находятся на пути к этому, третьи «ждут» удачных комбинаций, четвертые создают фон своим временным существованием без оставления жизнеспособного потомства. Представляется маловероятным происхождение какой-либо гибридной формы в том или другом ценозе вне этих ценозов, т. е. нахождение их в данном ценозе не является следствием каких-то иммиграционных потоков. Половая форма вносит гораздо меньший вклад в процесс гибридогенного формообразования, чем факультативный апомиктичные. В ценозе, где присутствуют лишь одна апомиктичная и одна половая форма, гибридный комплекс чрезвычайно обеднен. Растения этой гибридной комбинации чрезвычайно редки и во втором ценозе, где обитают растения

всех 4 базовых видов агамокомплекса. Основной вклад в гибридогенное формообразование в анализируемом фрагменте агамокомплекса вносят виды, для которых регион является границей ареала.

Благодарим А. Н. Сенникова за помощь в определении видов и гибридов рода и консультирование по этим вопросам.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-49032).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кашин А. С. Половое размножение, агамоспермия и видообразование у цветковых // Журн. общ. биологии. 1998. Т. 59. № 2. С. 171—191.
- Кашин А. С. Структура агамокомплексов и проблема сальтационного видообразования у покрытосеменных // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 1. С. 15—29.
- Кашин А. С., Чернышова М. П., Сенников А. Н., Отъкало О. В., Титовец В. В. Потенциал формообразования агамного комплекса *Pilosella* (Asteraceae). 1. Базовые виды // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 4. С. 25—38.
- Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. М.; Л., 1940. 826 с.
- Шляков Р. Н. Ястребиночка — *Pilosella* Hill. // Флора европейской части СССР. Л., 1989. Т. 8. С. 300—377.
- Юксин А. Я. Род *Hieracium* L. // Флора СССР. М.; Л., 1960. Т. 30. 698 с.

Саратовский государственный университет
им. Н. Г. Чернышевского

Получено 2 VI 1998

SUMMARY

Cytotaxonomical and distributional characteristics of natural intersectional hybrids forming a fragment of a *Pilosella* agamic complex from Saratov region. *P. × praealta-officinarum*, *P. × vaillantii-officinarum*, *P. × officinarum-echioides*, *P. × echioides-praealta*, *P. × praealta-vaillantii*, *P. × echioides-vaillantii* were determined. The peculiarities of hybrid reproductive biology such as the time of flowering, pollen fertility, modes of reproduction, seed set and seed germinating ability suggest that some of them exist as local microspecies possessing a stable morphotype and a definite area, and some have no stable morphotype. It has been shown that interspecies hybridization between apomictic forms occurs intensively and leads to more significant consequences for synthesesogenetic speciation than hybridization between sexual and apomictic forms. Different types of hybridogenic forms, constituting an agamic complex structure have been analysed. A conclusion that all the hybrids being investigated have an intracoenotical origin is made.

УДК 581.5 : 553.78 (571.651)

© А. Е. Катенин, Г. С. Резванова

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ТЕРМАЛЬНОГО УРОЧИЩА КУКУНЬСКИХ ГОРЯЧИХ КЛЮЧЕЙ (ЧУКОТСКИЙ ПОЛУОСТРОВ)

A. E. KATENIN, G. S. REZVANOV. VEGETATION OF THE KUKUN HOT SPRINGS THERMAL LOCALITY (CHUKCHI PENINSULA)

Термальное урочище (ТУ) подразделяется на 4 ландшафтные зоны: внепойменную, расположенную выше выходов ключей; приключевую; пойменную, расположенную ниже выходов ключей; и переходную, окаймляющую ТУ по периферии. Приведено описание реконструированной растительности этих зон. Охарактеризовано современное состояние растительности ТУ после более 30 лет деятельности человека на ключах. В описанных растительных сообществах выявлены господствующие виды, в соответствии с которыми установлено 28 формаций. Даны экологическая характеристика господствующих видов и оценка их отношения к воздействию человека. Среди них выделены 17 активных и 11 пассивных в соответствии с перспективами сохранения их сообществ на ТУ. Формации объединены в классы и группы формаций в соответствии с температурой и влажностью субстрата и степенью его нарушенности. Формации разделены на классы и группы ассоциаций в соответствии со степенью сомкнутости растений в сообществах и характером почвенного покрова. Приведены иерархическая система классификации растительных сообществ (до уровня группы ассоциаций) и типология единиц классификации на каждом уровне.

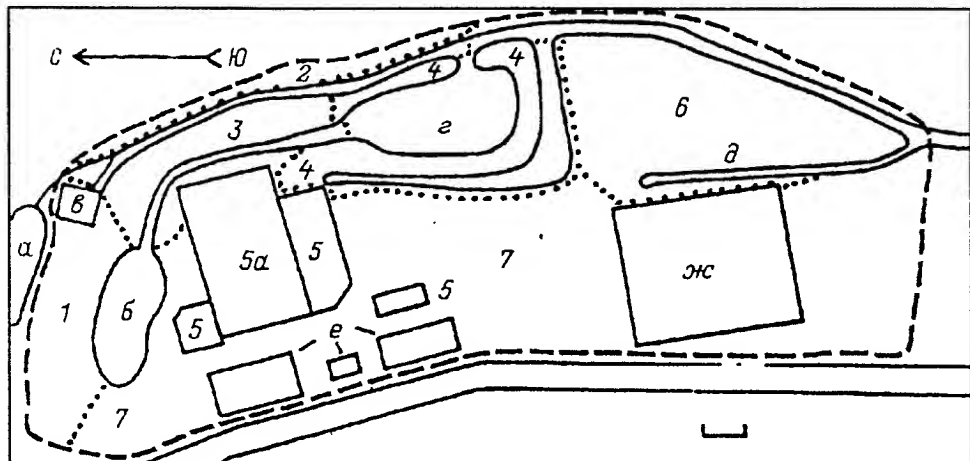
Ключевые слова: Чукотка, Кукуньские горячие ключи, растительность.

Подробная характеристика природной обстановки в районе Кукуньских ключей и на территории их термального урочища (ТУ) приведена ранее (Катенин, Резванова, 1998); описаны последствия хозяйственной деятельности человека на ключах. При анализе флоры ТУ Кукуньских горячих ключей (Катенин, 1998) выделены: 1) местные и заносные виды; 2) виды, угнетенные в результате деятельности человека, и виды, процветающие благодаря ей; 3) виды, временно поселившиеся на территории ТУ, и виды, натурализовавшиеся на ней; 4) специфические термофильные виды, характерные для многих горячих ключей Чукотского п-ова, и виды, постоянно присутствующие на ТУ горячих ключей из-за засоления субстрата или из-за формирования мощных снежников по периферии термальных урочищ. Все эти сведения учитываются при анализе состава и классификации растительных сообществ ТУ Кукуньских ключей.

Кукуньские ключи расположены в южной приморской части хребта Тенканый на высоте 65 м над ур. м. и приурочены к левому борту долины р. Кукунь, вытянутой с севера на юг по тектоническому разлому. Расширенный участок долины в районе выхода ключей имеет длину около 2,5 км и ширину около 1 км. Севернее выхода ключей от борта долины отходит моренная гряда, расположенная между холодным и теплым озерами и являющаяся северной границей ТУ (см. рисунок). В 300 м южнее долина сужается и русло р. Кукунь с холодной водой соединяется с теплым ручьем, текущим от ключей. Тут проходит южная граница ТУ. Восточной границей ТУ является нижняя часть горного склона к горячему ручью, западной условной границей — поселковая дорога, идущая с севера на юг вдоль долины. В ширину ТУ достигает примерно 100 м.

Наиболее сильную средообразующую роль на ключах играет горячая вода, текущая по руслу ручья с севера на юг у восточного борта долины и распространяющаяся также в толще аллювиальных отложений в юго-западном направлении (под уклон).

ТУ представляет собой пойменно-долинное образование — верхнюю часть долины теплого ручья и участок долины холодной реки, отгороженный от остальной части



Распределение групп экотопов на территории термального урочища.

а — холодное озеро, б — теплое озеро, в — куб-накопитель над скважиной, г — бассейн для купания, д — дренажные канавы, е — дома и хозяйственные постройки, ж — фундамент птицефермы. Группы экотопов: 1 — повышение между озерами, 2 — участок переходной зоны у подножия склона горы к ручью, 3 — берега теплых ручьев и острова в их руслах, 4 — валы бассейна и берега дренажной канавы, 5 — огороды, 5а — теплица, 6 — участок между птицефермой и ручьем, 7 — пустыри, газоны и пространство между хозяйственными постройками. А — граница термального урочища, Б — границы групп экотопов. Масштабная линейка — 10 м.

долины выше и ниже ключей естественными валами — мореной и выходами коренных пород. В пределах ТУ представлены следующие 4 зоны: внепойменная — выше выходов горячих вод; приключевая — зона грифонов; обширная пойменная зона с четко выраженными руслами и островами; переходная (периферийная) зона, которая ниже по течению (по уклону долины) не замыкается, так как разорвана речной поймой.

В верхней части ТУ располагаются приподнятые, сухие, незасоленные местообитания с теплым воздухом и грунтом, обогреваемым только испарениями. Здесь развиты кустарничковые и травяные сообщества внепойменного характера, сходные с растительностью хорошо заснеженных, теплых склонов нижнего пояса гор, и сообщества специфических термофильных видов. В месте размещения грифонов наряду с хорошо выраженными и довольно глубокими бассейнами распространены мелкие лужицы и временные потоки воды. Грунт пропитан водой, засолен и подвижен, что мешает образованию сомкнутого растительного покрова. Здесь встречается небольшое количество специфических видов сосудистых растений и водорослей, отсутствуют лишайники и редки мхи. Растительность такого характера вне ТУ не встречается.

Расположенная ниже по течению термальная пойма постепенно, по мере остывания воды, переходит в обычную пойму горной реки. Здесь на приподнятых и дренированных террасах широко распространены злаковые, разнотравные и смешанные травяные сообщества с участием термофильных и галофильных видов. Вдоль русел располагаются слабосомкнутые группировки ситников и злаков; ровные увлажненные места заняты осочниками из термофильных и галофильных видов.

По периферии ТУ, в переходной зоне, на склонах окружающих гор или надпойменных террас располагаются растительные сообщества, характерные для мест скопления снега: увлажненные моховые сообщества с разреженными осоками, злаками и разнотравьем; заросли злаков, разнотравья и «ковры» из шикши, голубики и карликовой березки.

В результате хозяйственной деятельности человека на ТУ осталось очень мало участков с первоначальным рельефом и малоизмененной растительностью. О есте-

твенном облике растительности на территории ТУ можно только догадываться по оставшимся фрагментам растительного покрова, по флоре ТУ и по сопоставлению с растительностью других горячих ключей Чукотского п-ова (Тихомиров, 1957; Катенин, 1981). При подготовке территории ТУ к сельскохозяйственному и рекреационному использованию начиная с 1965 г. была проведена работа, о которой можно судить по личным наблюдениям в 1995 г. и сообщению в литературе (Леонтьев, 1973).

В верхней части ТУ была пробурена скважина и сооружен бетонный куб-накопитель горячей воды, куб обвалован грунтом, на гряде построены будки для трансформатора и насоса и проложены трубы для отвода горячей воды. Озеро с ключами на дне, вероятно, было углублено и расширено, над ним построили павильон купальни. Участок в месте выхода горячего ручья из озера был сильно нарушен, так как рядом с ним построили куб и теплицы. Обширная территория к югу от озера была выровнена и засыпана грунтом для строительства хозяйственных и жилых построек. При этом были срезаны бугры и засыпаны мелкие русла и водоемы с теплой водой. Основное русло теплого ручья было выпрямлено, углублено и разделено на 2 для снабжения проточной водой искусственного бассейна. Вокруг бассейна насыпан вал из грунта, извлеченного из его котлована. Около бассейна и птицефермы выкопаны дренажные канавы. На выровненной площадке были построены комплекс из 7 теплиц и общего подсобного помещения, 2 дома, трансформаторная будка и здание птицефермы. Около теплиц были устроены 3 огорода, на огороженные участки которых привезли плодородную почву. В теплицах, отделенных низкими стенками от окружающей территории и друг от друга, также была насыпана плодородная почва.

Переходная зона сохранилась только с восточной подсклоновой стороны ТУ. После выравнивания поверхности прокладки дороги переходная зона с западной стороны стала совершенно незаметной. С севера, где она была плохо выражена, часть ее была уничтожена при сооружении куба.

В процессе хозяйственного освоения и эксплуатации Кукуньских ключей на территории ТУ было уничтожено большое количество специфических экотопов. Были созданы новые экотопы, как близкие к естественным, так и искусственные. Многие экотопы стали занимать большие площади, из-за чего естественная пестрота и фрагментарность растительного покрова уменьшились.

После прекращения сельскохозяйственной деятельности на ключах (1990—1991 гг.) угнетающее воздействие человека на флору и растительность несколько ослабло и характер его изменился. Регулярно проводятся подсыпка грунта к кубу-накопителю, очистка русел и бассейнов, вытаптываются и срываются растения. После разрушения остекления в теплицах изменился температурный режим, а почва засолилась битым стеклом и фрагментами конструкций. Усилилось неконтролируемое посещение ключей отдыхающими, засорение территории и вод бытовым мусором. Во время работы на ключах мы наблюдали случаи вывоза плодородной почвы с огородов. В сложившейся обстановке уменьшилась возможность внедрения новых видов во флору ТУ. Уничтожение растительных сообществ, вероятно, будет происходить реже и затронет сообщества, расположенные по берегам водоемов. Возможна гибель части антропогенных сообществ на огородах и в теплицах в связи с изменением температуры и богатства почвы.

В итоге структура растительного покрова ТУ горячих ключей, не затронутых хозяйственной деятельностью человека, и структура, выявленная нами в 1995 г. на Кукуньских ключах, сильно различаются. Уничтожена большая часть переходной зоны, где сосредоточиваются реликтовые бореальные виды и образованные ими растительные сообщества. Сильно нарушена и флористически обеднена зона, расположенная выше грифонов, к которой приурочены термофильные виды и их сообщества, не выносящие переувлажнения и засоления. Уничтожены сообщества и сильно обеднена флора прирусловых местообитаний. Существующие ныне там растительные сообщества сложены наиболее устойчивыми к нарушениям местными видами. Естественные флора и растительность умеренно увлажненной теплой зоны, расположенной ниже грифонов, полностью уничтожены. В настоящее время растительность здесь сложена заносными сорными и рудеральными видами с примесью местных апофитов. В этой зоне совершенно не выражена существовавшая здесь ранее система температурной микрозональности (температурный экотон растительности), вызванная понижением температуры по мере удаления от грифонов и бассейнов с горячей водой. Неоднородность растительного покрова в этой зоне теперь определяется различием форм воздействия человека на нее и на экотопы.

Во время работы на ключах в 1995 г. мы выделили в пределах ТУ 7 групп экотопов (см. рисунок), растительность которых была изучена: 1) северная возвышенная часть по берегу теплого озера; 2) переходная зона по восточному берегу теплого ручья; 3) берега горячего озера и теплого ручья, острова в его русле; 4) валы бассейна и канава около него; 5) территории теплиц и огородов; 6) участок между птицефермой и теплым ручьем; 7) пустыри, газоны, территория между огородами, теплицами и домами.

При классификации растительных сообществ ТУ Кукуньских ключей возникло множество трудностей, мешающих применить приемы, традиционные для русской геоботанической школы. Эти трудности основаны на особенностях растительности ТУ, обусловленных специфичностью экологической обстановки и влиянием человека. Во-первых, это уникальность растительных сообществ, не являющихся ни зональными (тундровыми или таежными), ни пойменными, ни галофитными приморскими. Во-вторых, малое количество сообществ одного типа и соответственно недостаточная повторность их описаний для установления полноценных растительных ассоциаций. В-третьих, периодически повторяющиеся нарушения территории и растительности, из-за чего почти все сообщества являются начальными стадиями сукцессионного процесса. В-четвертых, большое количество апофитов и заносных растений среди господствующих видов, многие из которых существуют лишь временно на территории ТУ. В-пятых, уничтожение или ослабление роли некоторых местных доминантов, превращение других в апофитов и их реагирование на антропогенные нарушения особыми формами роста и малой сомкнутостью своих сообществ.

Учитывая эти особенности, а также опыт классификации растительных сообществ Гильмилейских горячих ключей (Катенин, 1981), мы используем для классификации сообществ лишь 3 их характеристики: господствующие виды, сомкнутость растений в сообществах и характер напочвенного покрова.

Все растительные сообщества подразделены на 28 формаций, объединяющих сообщества с одинаковым господствующим видом, так как в имеющемся у нас 121 описании было выявлено 28 господствующих видов¹ (табл. 1).

Почти половина господствующих видов (13) встречается только на ТУ. Из 9 видов, специфических для горячих источников Чукотского п-ова, 5 являются господствующими.

Среди 83 видов, встреченных в описаниях, 66 (81 %) — местных, 11 (13 %) — заносных и 6 (6 %) — местно-заносных.² В группе господствующих видов местных (19; 71 %) относительно меньше, а заносных (5; 18 %) и местно-заносных (4; 11 %) больше, чем во всей совокупности видов описанных сообществ. Среди местных господствующих видов — 11 (60 %) апофитов, 6 (30 %) остаточных и 2 (10 %) индифферентных вида, а среди заносных господствующих — 3 временных и 2 натурализовавшихся вида. Все 4 местно-заносных господствующих вида являются апофитами (натурализовавшимися видами). Таким образом, среди господствующих видов преобладают апофиты и сходные с ними по поведению натурализовавшиеся заносные и местно-заносные виды — всего 17, т. е. 61 % всех господствующих. Это значит, что в сообществах на ТУ часто господствуют проникшие сюда виды, новые для его флоры или старые, расширившие свое присутствие на ТУ в результате деятельности человека. Остальные 11 господствующих видов — остаточные и временные, длительное присутствие которых на ТУ не гарантировано, даже если воздействие человека прекратится.

В ненарушенных сообществах холодных экотопов господствуют 4 местных тундровых вида. Индикаторами нарушений (вытапывания и засорения) слабо теплых

¹ Названия видов даны в соответствии с общим списком флоры района Кукуньских горячих источников (Катенин, Резванова, 1998), поэтому авторы видов не указываются.

² Так названы виды, растущие здесь только на ТУ, но не являющиеся специфическими для горячих ключей Чукотского п-ова. Эти виды могут быть специфическими только для Кукуньских ключей или занесены сюда человеком недавно с расположенных близко на Чукотке их естественных местообитаний.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика видов, господствующих в сообществах термального урочища

Виды	1	2	3	4	5
Местные тундровые апофиты					
<i>Equisetum arvense</i> subsp. <i>boreale</i>	М	АП	СН	ХТ, НС	П
<i>Calamagrostis purpurea</i>	М	АП	СН	ХТ, НС	О
<i>Arctagrostis arundinacea</i>	М	АП	СН	ХТ, НС	О
<i>Poa alpigena</i> subsp. <i>colpodea</i>	М	АП	СН, В	ХТ, НС	О
<i>Chamerion angustifolium</i>	М	АП	Н	ХТ, НС	О
<i>Solidago compacta</i>	М	АП	СН	ХТ, НЗ	О
<i>Rubus arcticus</i>	М	АП	СН	ХТ, НЗ	МЭ
<i>Artemisia tilesii</i>	М	АП	И, У	ХТ, НС	О
Местные индифферентные					
<i>Arctophila fulva</i>	М	ИНД	Н	ХТ, НС	МЭ
<i>Epilobium palustre</i>	М, ТУ	ИНД	Н	ХТ, НС	МЭ
Местные тундровые остаточные					
<i>Festuca brachyphylla</i>	М	ОСТ	НН	Х, НЗ	МЭ
<i>Carex lugens</i>	М	ОСТ	НН	Х, НЗ	МЭ
<i>Sibbaldia procumbens</i>	М	ОСТ	НН	Х, НЗ	МЭ
<i>Salix pulchra</i>	М	ОСТ	НН	Х, НЗ	МЭ
Местные остаточные термофилы					
<i>Athyrium cyclosorum</i>	М, ТУ	ОСТ, СП	СН	Т, НЗ	МЭ
<i>Epilobium hornemannii</i>	М, ТУ	ОСТ, СП	СН	Т, НС	О
Местные термофильные апофиты					
<i>Puccinellia hauptiana</i>	М	АП, СП	Н	Т, С	П
<i>Agrostis scabra</i>	М, ТУ	АП, СП	Н	Т, С	П
<i>Juncus ambiguus</i> var. <i>ossoraicus</i>	М, ТУ	АП, СП	Н	Т, С	МЭ
Местно-заносные					
<i>Angelica gmelinii</i>	МЗ	АП—НАТ	Н	ХТ, С	П
<i>Erysimum cheiranthoides</i>	МЗ, ТУ	АП—НАТ	И	ХТ, НЗ	О
<i>Tripleurospermum hookeri</i>	МЗ, ТУ	АП—НАТ	И, В	ХТ, С	О
<i>Poa pratensis</i>	МЗ, ТУ	АП—НАТ	И, В	ХТ, НЗ	О
Заносные					
<i>Elytrigia repens</i>	З, ТУ	НАТ	И	Т, НЗ	П
<i>Festuca pratensis</i>	З, ТУ	ВР	И	Т, НЗ	О
<i>Alopecurus arundinacea</i>	З, ТУ	ВР	И	Т, НЗ	МЭ
<i>Polygonum convolvulus</i>	З, ТУ	ВР	И	Т, НЗ	МЭ
<i>Stellaria media</i>	З, ТУ	НАТ	И	Т, НЗ	О

Примечание. 1 — происхождение: М — местные виды, МЗ — местно-заносные, З — заносные, ТУ — произрастающие только на термальном урочище. 2 — активность на термальном урочище: АП — апофиты, ИНД — индифферентные виды, ОСТ — остаточные, НАТ — натурализовавшиеся, ВР — временные, СП — специфические. 3 — приуроченность их сообществ к экотопам с различной степенью нарушенности: СН — виды слабо нарушенных экотопов, НН — ненарушенных, Н — сильно нарушенных, И — искусственных, В — вытаптываемых, У — удобренных. 4 — приуроченность их сообществ к экотопам с различной температурой и засолением: ХТ — виды как холодных, так и теплых экотопов; Т — теплых; Х — холодных; НС — как засоленных, так и незасоленных; НЗ — незасоленных; С — засоленных. 5 — экологическая широта доминирования: П — полиэкотопные виды, О — олигоэкотопные, МЭ — моноэкотопные.

экотопов являются 3 господствующих вида. В роли индикаторов сообществ, образовавшихся на искусственных экотопах, выступают 9 господствующих заносных и местно-заносных видов, из которых 5 натурализовавшихся, 3 временных, 1 апофит. Признаками сильного нарушения или полного уничтожения холодных экотопов является господство 3 холодолюбивых апофитов, 4 мезо- и макротермных апофитов. Господство апофит-рудерала *Artemisia tilesii* указывает на экотопы, сильно удобренные органикой.

По отношению господствующих видов растительных сообществ ТУ к температуре субстрата мы на основе личных наблюдений (Катенин, 1981) и литературных данных (Тихомиров, 1957; Полозова, Юрцев, 1981) выделяем 3 группы: 1) растения теплых местообитаний (10 видов); 2) растения как холодных, так и теплых местообитаний (14 видов); 3) растения только холодных местообитаний (4 вида).

По отношению к засолению почвы господствующие виды разделены на 3 группы: 1) виды незасоленных мест (14 видов); 2) виды засоленных мест (5); 3) виды как незасоленных, так и слабо засоленных мест (9).

По широте распространения в пределах ТУ господствующие виды (и образуемые ими формации) разделены на 3 группы: 1) моноэкотопные виды (11 видов), господствующие в сообществах, приуроченных к одной группе экотопов; 2) полиэкотопные (5 видов), господствующие в сообществах более чем 3 групп экотопов; 3) олигоэкотопные (12 видов), господствующие в сообществах 2—3 групп экотопов.

Все формации мы группируем в 3 класса на основании приуроченности их сообществ к экотопам с холодным, умеренно теплым и теплым субстратом. В пределах этих классов формаций выделяются 2 подкласса (сухие и влажные) на основании влажности субстрата в их экотопах. Только формации холодных сухих экотопов разделяются на 2 подгруппы по степени заснеженности экотопов: умеренно заснеженных и сильно заснеженных. Формации всех классов объединены в 4 группы по степени нарушенности экотопов: ненарушенных, слабо нарушенных, сильно нарушенных и искусственных экотопов.

Формации разделяются по степени сомкнутости растений в сообществах на 3 класса ассоциаций: сомкнутых (71—100 %), слабо сомкнутых (41—70 %) и разреженных (21—40 %) сообществ. Сомкнутость растительных сообществ зависит от естественных свойств экотопов, а также от характера и степени воздействия на них человека. Так, например, несомкнутость растительных сообществ прирусловых экотопов и галечников — естественное явление как в пределах ТУ, так и в поймах холодных водотоков.

В ряде экотопов на ТУ растительный покров регулярно нарушается во время работ по очистке бассейнов и русел, подводящих к ним воду. На валах бассейна и берегах теплого озера, а также около домов растительный покров подвергается сильному вытаптыванию, что мешает формированию сомкнутых сообществ. Во всех этих экотопах преобладают слабосомкнутые серийные сообщества специфического состава и структуры с господствующими видами-апофитами и антропохорами, а также видами, переносящими вытаптывание.

Группы ассоциаций выделяются в пределах формаций в соответствии с наличием и характером напочвенного покрова в растительных сообществах. При этом мы различаем растительные сообщества с (лишайниково-)моховым ярусом (моховые), с покровом из нитчатых водорослей (водорослевые), с ветошью и опадом на поверхности почвы (мертвопокровные) и с нижним или единственным довольно густым ярусом из сосудистых растений, стелющихся по поверхности почвы (ковровые). Довольно часто встречаются растительные сообщества с ничем не покрытым грунтом под высоко расположенным нижним ярусом сосудистых растений (гологрунтовые). Когда в сообществах этой группы ассоциаций мхи имеют покрытие 10—15 %, мы говорим о гологрунтовых сообществах с зелеными мхами. В результате разрушения хозяйственных построек и замусоривания территории ТУ формируется специфическое покрытие грунта, состоящее из битого стекла, рубероида, полиэтиленовой пленки и бытового мусора. Мы называем группу ассоциаций растительных сообществ с таким

покрытием грунта рудератной. Сообщества этой группы могут быть приурочены к разным экотопам, поэтому в напочвенном покрове некоторых из них могут присутствовать фрагменты мохового яруса.

Классификация растительных сообществ термального урочища

А. Класс формаций холодных экотопов

Подкласс формаций сухих экотопов. Группа формаций ненарушенных экотопов. Подгруппа формаций умеренно заснеженных экотопов.

I. Формация *Salix pulchra*. Класс ассоциаций слабо сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций зеленомошная. Вейниково-золоторозгово-ивково-ивовое эпилитно-лишайниково-зеленомошное сообщество (*Salix pulchra* + *S. arctica* – *Calamagrostis purpurea* – *Solidago compacta* – *Musci* + *Lichenes*).

II. Формация *Festuca brachyphylla*. Класс ассоциаций слабо сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций зеленомошная. Золоторозгово-овсянищевое зеленомошное сообщество (*Festuca brachyphylla* – *Solidago compacta* – *Ceratodon purpureus*). Класс ассоциаций разреженных сообществ. Группа ассоциаций гологрунтовая. Тришети́нниково-овсянищевое гологрунтовое сообщество с лишайниками (*Festuca brachyphylla* + *Trisetum spicatum* + *Peltigera* sp. sp.).

Подгруппа формаций сильно заснеженных экотопов.

III. Формация *Carex lugens*. Класс ассоциаций слабо сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций гологрунтовая. Полынно-осоковое гологрунтовое сообщество с зелеными мхами (*Carex lugens* – *Artemisia arctica* + *Musci*).

IV. Формация *Sibbaldia procumbens*. Класс ассоциаций сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций мертвопокровная. Вейниково-осоково-золоторозгово-сиббальдиевое мертвопокровное сообщество с зелеными мхами (*Sibbaldia procumbens* + *Solidago compacta* – *Carex* sp. sp. – *Calamagrostis purpurea* + *Polytrichum* sp.).

Б. Класс формаций умеренно теплых экотопов

Подкласс формаций сухих экотопов. Группа формаций слабо нарушенных экотопов.

V. Формация *Solidago compacta*. Класс ассоциаций сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций зеленомошно-лишайниковая. Поляниково-хвощево-золоторозговое зеленомошно-лишайниковое сообщество (*Solidago compacta* + *Equisetum arvense* subsp. *boreale* + *Rubus arcticus* – *Lichenes* + *Musci*). Группа ассоциаций зеленомошная. Вейниково-ангеликово-золоторозговое зеленомошное сообщество (*Solidago compacta* + *Angelica gmelinii* – *Calamagrostis purpurea* – *Musci*). Группа ассоциаций мертвопокровная. Тришети́нниково-ангеликово-золоторозговое мертвопокровное сообщество с зелеными мхами (*Solidago compacta* + *Angelica gmelinii* – *Trisetum spicatum* + *Musci*). Класс ассоциаций слабо сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций мертвопокровная. Вейниково-полевцево-иванчайно-золоторозговое мертвопокровное сообщество с зелеными мхами (*Solidago compacta* + *Chamerion angustifolium* – *Agrostis scabra* + *Calamagrostis purpurea* + *Musci*). Класс ассоциаций разреженных сообществ. Группа ассоциаций гологрунтовая. Сообщества: полевцево-овсянищевое-трехреберниково-золоторозговое гологрунтовое (*Solidago compacta* + *Tripleurospermum hookeri* – *Festuca brachyphylla* + *Agrostis scabra*), ангеликово-золоторозговое гологрунтовое (*Solidago compacta* + *Angelica gmelinii*).

VI. Формация *Rubus arcticus*. Класс ассоциаций слабо сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций гологрунтовая. Ангеликово-золоторозгово-полянниковое гологрунтовое сообщество (*Rubus arcticus* + *Solidago compacta* + *Angelica gmelinii*).

VII. Формация *Poa alpigena* subsp. *colpodea*. Класс ассоциаций сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций зеленомошная. Полынно-трехреберниково-мятликовое зеленомошное сообщество (*Poa alpigena* – *Tripleurospermum hookeri* + *Artemisia tilesii* – Musci). Группа ассоциаций мертвopoкpoвная. Ангеликово-трехреберниково-бескильницево-мятликовое мертвopoкpoвное сообщество с зелеными мхами (*Poa alpigena* + *Puccinellia hauptiana* – *Tripleurospermum hookeri* + *Angelica gmelinii* + Musci).

VIII. Формация *Arctagrostis arundinacea*. Класс ассоциаций сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций зеленомошная. Трехреберниково-ложечниково-арктагrostисовое зеленомошное сообщество (*Arctagrostis arundinacea* – *Cochlearia arctica* + *Tripleurospermum hookeri* – Musci). Группа ассоциаций мертвopoкpoвная. Сообщества: ангеликово-полевицево-арктагrostисовое мертвopoкpoвное с зелеными мхами (*Arctagrostis arundinacea* + *Agrostis scabra* – *Angelica gmelinii* + Musci), полынно-мятликово-арктагrostисовое мертвopoкpoвное (*Arctagrostis arundinacea* + *Poa alpigena* – *Artemisia arctica*).

IX. Формация *Calamagrostis purpurea*. Класс ассоциаций сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций мертвopoкpoвная. Сообщества: иванчайно-золоторозгово-вейниковое мертвopoкpoвное с зелеными мхами (*Calamagrostis purpurea* – *Solidago compacta* + *Chamerion angustifolium* + *Brachythecium corymbosum*), ангеликово-иванчайно-вейниковое мертвopoкpoвное (*Calamagrostis purpurea* – *Chamerion angustifolium* + *Angelica gmelinii*).

X. Формация *Equisetum arvense* subsp. *boreale*. Класс ассоциаций сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций зеленомошная. Кипрейно-хвощевое зеленомошное сообщество (*Equisetum arvense* + *Epilobium hornemannii* – Musci). Группа ассоциаций коpовая. Сообщества: полевицево-ангеликово-хвощевое коpовое с зелеными мхами (*Equisetum arvense* + *Angelica gmelinii* – *Agrostis scabra* + Musci), мятликово-золоторозгово-хвощевое коpовое со сфагнами (*Equisetum arvense* + *Solidago compacta* – *Poa alpigena* + *Sphagnum* sp.). Класс ассоциаций разреженных сообществ. Группа ассоциаций гологрунтовая. Бескильницево-хвощевое гологрунтовое сообщество (*Equisetum arvense* – *Puccinellia hauptiana*).

Группа формаций сильно нарушенных экотопов.

XI. Формация *Chamerion angustifolium*. Класс ассоциаций сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций мертвopoкpoвная. Вейниково-хвощево-ангеликово-иванчайное мертвopoкpoвное сообщество (*Chamerion angustifolium* + *Angelica gmelinii* + *Equisetum arvense* – *Calamagrostis purpurea*). Группа ассоциаций гологрунтовая. Ангеликово-иванчайное гологрунтовое сообщество (*Chamerion angustifolium* + *Angelica gmelinii*).

XII. Формация *Angelica gmelinii*. Класс ассоциаций сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций зеленомошная. Полевицево-желтушниково-кипрейно-ангеликовое зеленомошное сообщество (*Angelica gmelinii* + *Epilobium hornemannii* + *Erysimum cheiranthoides* – *Agrostis scabra* – Musci). Группа ассоциаций мертвopoкpoвная. Сообщества: полевицево-мокрицево-кипрейно-полынно-ангеликовое мертвopoкpoвное (*Angelica gmelinii* + *Artemisia tilesii* + *Epilobium hornemannii* + *Stellaria media* – *Agrostis scabra*), мокрицево-ложечниково-желтушниково-ангеликовое мертвopoкpoвное (*Angelica gmelinii* + *Erysimum cheiranthoides* + *Cochlearia arctica* + *Stellaria media*), золоторозгово-ангеликовое мертвopoкpoвное (*Angelica gmelinii* + *Solidago compacta*). Класс ассоциаций слабо сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций зеленомошная. Полевицево-золоторозгово-хвощево-ангеликовое зеленомошное сообщество (*Angelica gmelinii* + *Equisetum arvense* + *Solidago compacta* – *Agrostis scabra* – Musci). Класс ассоциаций разреженных сообществ. Группа ассоциаций гологрунтовая. Сообщества: желтушниково-золоторозгово-ангеликовое голо-

грунтовое (*Angelica gmelinii* + *Solidago compacta* + *Erysimum cheiranthoides*), желтушниково-ангеликовое гологрунтовое (*Angelica gmelinii* + *Erysimum cheiranthoides*), хвощево-ангеликовое гологрунтовое с зелеными мхами (*Angelica gmelinii* + *Equisetum arvense* + Musci).

Группа формаций искусственных экотопов.

XIII. Формация *Artemisia tilesii*. Класс ассоциаций сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций зеленомошная. Сообщества: полевицево-ложечниково-полынное зеленомошное (*Artemisia tilesii* + *Cochlearia arctica* – *Agrostis scabra* – Musci), полевицево-полянниково-полынное зеленомошное (*Artemisia tilesii* + *Rubus arcticus* – *Agrostis scabra* – Musci). Группа ассоциаций мертвopoкpoвная. Сообщества: бескильничево-мокрицево-полынное мертвopoкpoвное с зелеными мхами (*Artemisia tilesii* + *Stellaria media* – *Puccinellia hauptiana* + Musci), арктaгpoстисовo-мокрицево-полынное мертвopoкpoвное (*Artemisia tilesii* + *Stellaria media* – *Arctagrostis arundinacea*). Класс ассоциаций разреженных сообществ. Группа ассоциаций зеленомошная. Полынное зеленомошное куртинное сообщество (*Artemisia tilesii* – Musci).

XIV. Формация *Erysimum cheiranthoides*. Класс ассоциаций сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций мертвopoкpoвная. Желтушниковое мертвopoкpoвное сообщество (*Erysimum cheiranthoides*). Группа ассоциаций рудератная. Сообщества: мокрицево-желтушниковое рудератное с зелеными мхами (*Erysimum cheiranthoides* + *Stellaria media* + Musci), мятликово-трехреберниково-желтушниковое рудератное с зелеными мхами (*Erysimum cheiranthoides* + *Tripleurospermum hookeri* – *Poa pratensis* + Musci). Класс ассоциаций слабо сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций рудератная. Пырейно-мокрицево-желтушниковое рудератное сообщество (*Erysimum cheiranthoides* + *Stellaria media* – *Elytrigia repens*). Класс ассоциаций разреженных сообществ. Группа ассоциаций рудератная. Полевицево-ангеликово-желтушниковое рудератное сообщество с зелеными мхами (*Erysimum cheiranthoides* + *Angelica gmelinii* – *Agrostis scabra* + Musci).

XV. Формация *Tripleurospermum hookeri*. Класс ассоциаций сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций рудератная. Сообщества: бескильничево-ангеликово-трехреберниково-рудератное с зелеными мхами (*Tripleurospermum hookeri* + *Angelica gmelinii* – *Puccinellia hauptiana* + Musci), пырейно-желтушниково-трехреберниково-рудератное с зелеными мхами (*Tripleurospermum hookeri* + *Erysimum cheiranthoides* – *Elytrigia repens* + Musci). Класс ассоциаций слабо сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций зеленомошная. Сообщества: полевицево-трехреберниковое зеленомошное (*Tripleurospermum hookeri* – *Agrostis scabra* – Musci), бескильничево-желтушниково-трехреберниковое зеленомошное (*Tripleurospermum hookeri* + *Erysimum cheiranthoides* – *Puccinellia hauptiana* – Musci), полынно-трехреберниковое зеленомошное (*Tripleurospermum hookeri* + *Artemisia tilesii* – Musci). Класс ассоциаций разреженных сообществ. Группа ассоциаций рудератная. Бескильничево-трехреберниковое рудератное сообщество (*Tripleurospermum hookeri* – *Puccinellia hauptiana*).

XVI. Формация *Poa pratensis*. Класс ассоциаций сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций коврая. Мокрицево-полынно-бескильничево-мятликовое коврае сообщество (*Poa pratensis* + *Puccinellia hauptiana* – *Artemisia tilesii* + *Stellaria media*). Группа ассоциаций мертвopoкpoвная. Мятликовое мертвopoкpoвное сообщество (*Poa pratensis*).

Подкласс формаций влажных экотопов. Группа формаций сильно нарушенных экотопов.

XVII. Формация *Epilobium palustre*. Класс ассоциаций сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций водорослевая. Полевицево-лютиково-кипрейное водорослевое сообщество (*Epilobium palustre* + *Ranunculus hyperboreus* – *Agrostis scabra* – Algae).

XVIII. Формация *Arctophila fulva*. Класс ассоциаций сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций мертвopoкpoвная. Лютиково-ситниково-бескильницево-арктофиловое мертвopoкpoвное сообщество с зелеными мхами (*Arctophila fulva* + *Puccinellia hauptiana* – *Juncus ambiguus* – *Ranunculus hyperboreus* + Musci).

В. Класс формаций теплых экотопов

Подкласс формаций сухих экотопов. Группа формаций слабо нарушенных экотопов.

XIX. Формация *Athyrium cyclosorum*. Класс ассоциаций сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций мертвopoкpoвная. Полевицево-ангеликово-папоротниковое мертвopoкpoвное сообщество с зелеными мхами (*Athyrium cyclosorum* + *Angelica gmelinii* – *Agrostis scabra* + Musci). Класс ассоциаций разреженных сообществ. Группа ассоциаций гологpунтовая. Полевицево-ангеликово-папоротниковое гологpунтовое сообщество с зелеными мхами и лишайниками (*Athyrium cyclosorum* + *Angelica gmelinii* – *Agrostis scabra* + Lichens + Musci).

XX. Формация *Epilobium hornemannii*. Класс ассоциаций сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций зеленомошная. Сообщества: арктагrostисово-хвощево-кипрейное зеленомошное (*Epilobium hornemannii* + *Equisetum arvense* – *Arctagrostis latifolia* – Musci), полевицево-хвощево-кипрейное зеленомошное (*Epilobium hornemannii* + *Equisetum arvense* – *Agrostis scabra* – Musci). Класс ассоциаций слабо сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций рудератная. Бескильницево-мокрицево-кипрейное рудератное сообщество с зелеными мхами (*Epilobium hornemannii* + *Stellaria media* – *Puccinellia hauptiana* + Musci).

Группа формаций искусственных экотопов.

XXI. Формация *Elytrigia repens*. Класс ассоциаций сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций мертвopoкpoвная. Сообщества: пырейное мертвopoкpoвное (*Elytrigia repens*), желтушниково-мокрицево-пырейное мертвopoкpoвное (*Elytrigia repens* – *Erysimum cheiranthoides* + *Stellaria media*), мокрицево-пырейное мертвopoкpoвное (*Elytrigia repens* – *Stellaria media*), ангеликово-пырейное мертвopoкpoвное (*Elytrigia repens* – *Angelica gmelinii*). Группа ассоциаций рудератная. Сообщества: мокрицево-пырейное рудератное (*Elytrigia repens* – *Stellaria media*), пырейное рудератное с зелеными мхами (*Elytrigia repens* + Musci). Класс ассоциаций разреженных сообществ. Группа ассоциаций гологpунтовая. Золоторозгово-пырейное гологpунтовое сообщество (*Elytrigia repens* – *Solidago compacta*).

XXII. Формация *Alopecurus arundinacea*. Класс ассоциаций сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций мертвopoкpoвная. Сообщества: полынно-мятликово-лисохвостное мертвopoкpoвное (*Alopecurus arundinacea* + *Poa pratensis* – *Artemisia tilesii*), мокрицево-лисохвостное мертвopoкpoвное (*Alopecurus arundinacea* – *Stellaria media*).

XXIII. Формация *Festuca pratensis*. Класс ассоциаций сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций зеленомошная. Полынно-дюпонциево-овсяническое зеленомошное сообщество (*Festuca pratensis* + *Dupontia psyllosantha* – *Artemisia tilesii* – Musci). Группа ассоциаций ковровая. Звездчатково-полевицево-овсяническое ковровое сообщество (*Festuca pratensis* + *Agrostis scabra* – *Stellaria ciliatosepala*). Группа ассоциаций мертвopoкpoвная. Полынно-мятликово-овсяническое мертвopoкpoвное сообщество (*Festuca pratensis* + *Poa pratensis* – *Artemisia tilesii*).

XXIV. Формация *Stellaria media*. Класс ассоциаций сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций зеленомошная. Желтушниково-мокрицевое зеленомошное сообщество (*Stellaria media* + *Erysimum cheiranthoides* – Musci). Группа ассоциаций ковровая. Сообщества: полынно-мокрицевое ковровое (*Stellaria media* + *Artemisia tilesii*), овсяницево-полынно-мокрицевое ковровое (*Stellaria media* + *Artemisia tilesii* – *Festuca pratensis*). Группа ассоциаций рудератная. Сообщества: мокрицевое мертвopoкpoвно-рудератное (*Stellaria media*), кипрейно-мокрицевое мертвopoкpoвно-

рудератное (*Stellaria media* + *Epilobium hornemannii*), желтушниково-мокрищевое мертвopoкpовно-рудератное (*Stellaria media* + *Erysimum cheiranthoides*).

XXV. Формация *Polygonum convolvulus*. Класс ассоциаций сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций мохово-рудератная. Бескильницево-мокрищевое-вьюнковое зеленомошно-рудератное сообщество (*Polygonum convolvulus* + *Stellaria media* – *Puccinellia hauptiana* – *Musci*).

Подкласс формаций влажных экотопов. Группа формаций сильно нарушенных экотопов.

XXVI. Формация *Agrostis scabra*. Класс ассоциаций сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций зеленомошная. Ситниково-лютиково-бескильницево-полевищевое зеленомошное сообщество (*Agrostis scabra* + *Puccinellia hauptiana* – *Ranunculus pygmaeus* – *Juncus ambiguus* – *Musci*). Группа ассоциаций мертвopoкpовная. Кипрейно-полевищевое мертвopoкpовное сообщество (*Agrostis scabra* – *Epilobium anagallidifolium*). Класс ассоциаций слабо сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций зеленомошная. Золоторозово-трищетинниково-полевищевое зеленомошное сообщество (*Agrostis scabra* + *Trisetum spicatum* – *Solidago compacta* – *Musci*). Группа ассоциаций гологрунтовая. Золоторозово-трищетинниково-полевищевое гологрунтовое сообщество (*Agrostis scabra* + *Trisetum spicatum* – *Solidago compacta*). Класс ассоциаций разреженных сообществ. Группа ассоциаций зеленомошная. Полевищевое зеленомошное сообщество (*Agrostis scabra* – *Musci*). Группа ассоциаций гологрунтовая. Сообщества: ангеликово-полевищевое гологрунтовое (*Agrostis scabra* – *Angelica gmelinii*), золоторозово-полевищевое гологрунтовое (*Agrostis scabra* – *Solidago compacta*), ангеликово-луговиково-полевищевое гологрунтовое (*Agrostis scabra* + *Deschampsia borealis* – *Angelica gmelinii*).

XXVII. Формация *Puccinellia hauptiana*. Класс ассоциаций сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций водорослевая. Ситниково-бескильницево-водорослевое сообщество (*Puccinellia hauptiana* – *Juncus ambiguus* – *Algae*). Группа ассоциаций зеленомошная. Сообщества: ситниково-бескильницево-зеленомошное (*Puccinellia hauptiana* – *Juncus ambiguus* – *Bryum pseudotriquetrum*), трехреберниково-ситниково-бескильницево-зеленомошное (*Puccinellia hauptiana* – *Juncus ambiguus* – *Tripleurospermum hookeri* – *Musci*), ангеликово-ситниково-бескильницево-зеленомошное (*Puccinellia hauptiana* – *Juncus ambiguus* – *Angelica gmelinii* – *Musci*), лютиково-ситниково-бескильницево-зеленомошное (*Puccinellia hauptiana* – *Juncus ambiguus* – *Ranunculus pygmaeus* – *Musci*), трехреберниково-бескильницево-зеленомошное (*Puccinellia hauptiana* – *Tripleurospermum hookeri* – *Musci*). Группа ассоциаций мертвopoкpовная. Сообщества: трехреберниково-бескильницево-мертвopoкpовное (*Puccinellia hauptiana* – *Tripleurospermum hookeri*), мокрищевое-трехреберниково-бескильницево-мертвopoкpовное с зелеными мхами (*Puccinellia hauptiana* – *Tripleurospermum hookeri* + *Stellaria media* + *Musci*). Класс ассоциаций слабо сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций водорослевая. Бескильницево-водорослевое сообщество (*Puccinellia hauptiana* – *Algae*). Группа ассоциаций зеленомошная. Трехреберниково-бескильницево-зеленомошное сообщество (*Puccinellia hauptiana* – *Tripleurospermum hookeri* + *Cochlearia arctica* – *Musci*). Группа ассоциаций гологрунтовая. Сообщества: ситниково-бескильницево-гологрунтовое (*Puccinellia hauptiana* – *Juncus ambiguus*), трехреберниково-бескильницево-гологрунтовое с зелеными мхами (*Puccinellia hauptiana* – *Tripleurospermum hookeri* + *Musci*), мокрищевое-бескильницево-гологрунтовое с зелеными мхами (*Puccinellia hauptiana* – *Stellaria media* + *Musci*). Класс ассоциаций разреженных сообществ. Группа ассоциаций зеленомошная. Фиппсицево-бескильницево-зеленомошное сообщество (*Puccinellia hauptiana* + *Phippsia algida* – *Musci*). Группа ассоциаций гологрунтовая. Сообщества: ситниково-бескильницево-гологрунтовое с зелеными мхами (*Puccinellia hauptiana* – *Juncus ambiguus* + *Bryum pseudotriquetrum*), трехреберниково-бескильницево-гологрунтовое с зелеными мхами (*Pucci-*

ТАБЛИЦА 2

Биоморфы видов, господствующих в сообществах термального урочища

Деревянистые	Травянистые*	
	многолетние	однолетние
1) Гемипростратные аэроксильные кустарники: <i>Salix pulchra</i>	1) Длиннокорневишные: <i>Alopecurus arundinacea</i> , <i>Arctophila fulva</i> , <i>Elytrigia repens</i> , <i>Poa alpigena</i> subsp. <i>colpodea</i> , <i>P. pratensis</i> , <i>Artemisia tilesii</i> , <i>Equisetum arvense</i> subsp. <i>boreale</i> 2) Рыхлокустовые: <i>Arctagrostus arundinacea</i> , <i>Calamagrostis purpurea</i> , <i>Festuca pratensis</i> , <i>Carex lugens</i> 3) Корнеотпрысковые: <i>Chamerion angustifolium</i> , <i>Rubus arcticus</i> 4) Столонные: <i>Epilobium palustre</i> 5) Коротkokорневишные: <i>Angelica gmelinii</i> , <i>Epilobium hornemanni</i> , <i>Solidago compacta</i> , <i>Tripleurospermum hookeri</i> 6) Плотнoderновинные: <i>Festuca brachyphylla</i> , <i>Puccinellia hauptiana</i> 7) Рыхлoderновинные: <i>Agrostis scabra</i> 8) Стержнекорневые: <i>Sibbaldia procumbens</i>	1) Плотнoderновинные: <i>Juncus ambiguus</i> var. <i>ossoraicus</i> 2) Стержнекорневые: <i>Erysimum cheiranthoides</i> , <i>Polygonum convolvulus</i> , <i>Stellaria media</i>

Примечание. * Из травянистых видов 13 — граминоиды и 14 — гербоиды.

nellia hauptiana – *Tripleurospermum hookeri* + Musci), фициево-бескильницево-гологрунтовое с зелеными мхами (*Puccinellia hauptiana* + *Phippsia algida* + Musci).

XXVIII. Формация *Juncus ambiguus* var. *ossoraicus*. Класс ассоциаций сомкнутых сообществ. Группа ассоциаций зеленомошная. Бескильницево-ситниковое зеленомошное сообщество (*Juncus ambiguus* – *Puccinellia hauptiana* – Musci).

Проанализируем набор биоморф видов, господствующих в растительных сообществах ТУ, причем в анализе используем только самые общие характеристики биоморф³ (табл. 2).

Установлена взаимосвязь между реакцией господствующих видов на деятельность человека (Дорогостайская, 1972) и биоморфами этих видов. Е. В. Дорогостайская (1972) для местных видов предлагает следующие категории: апофиты, остаточные и индифферентные, а для заносных видов — натурализовавшиеся и временные. Господствующие виды этих категорий можно объединить в 2 группы — активные виды, включающие апофиты и натурализовавшиеся виды (всего 17), и пассивные, находящиеся под угрозой исчезновения (группа включает в себя индифферентные, остаточ-

³ Информацию о биоморфах 27 видов (т. е. всех господствующих видов, кроме *Athyrium cyclosorum*) мы получили из публикации Т. Г. Полозовой (1977) и ее устного сообщения, за что мы ей глубоко благодарны.

ные и временные виды — всего 11). К категориям местных остаточных и индифферентных видов (7 видов) относятся представители 7 биоморф: все кустарники, все стolonные и многолетние стержнекорневые, а также половина плотнoderновинных травянистых видов, по 25 % рыхлокустовых и короткокорневищных видов, один длиннокорневищный и ни одного представителя рыхлодерновинных, корнеотпрысковых и однолетних стержнекорневых видов. Среди господствующих видов этих 2 категорий почти нет вегетативно подвижных видов и отсутствуют однолетники.

К категории местных апофитов (11 видов) относятся представители 7 биоморф: все корнеотпрысковые, рыхлодерновинные и однолетние плотнoderновинные; почти половина длиннокорневищных, рыхлокустовых и плотнoderновинных; 25 % короткокорневищных видов. Среди господствующих апофитов преобладают вегетативно подвижные виды.

К категории местно-заносных (4 вида) относятся представители 3 биоморф: короткокорневищных видов, стержнекорневых однолетников и длиннокорневищных многолетников. Среди них преобладают ежегодно обильно плодоносящие многолетники и однолетники.

К категории заносных (5 видов) относятся представители 3 биоморф: стержнекорневых, длиннокорневищных и рыхлокустовых видов. Среди этих видов преобладают как ежегодно и обильно плодоносящие стержнекорневые однолетники, так и вегетативно подвижные (длиннокорневищные и рыхлокустовые) многолетники.

Сообщества с максимальной сомкнутостью (71—100 %) встречаются в 24 (86 %) формациях. В 14 формациях (50 % всех формаций) все сообщества имеют максимальную сомкнутость. Среднюю степень сомкнутости (41—70 %) имеют сообщества в 10 (36 %) формациях, в том числе все сообщества 2 (7 %) формаций. Наименьшая сомкнутость (21—40 %) характерна для сообществ 11 (39 %) формаций.

Все сообщества половины формаций местных апофитов и почти всех формаций заносных сорняков имеют максимальную сомкнутость. Кроме того, максимальную сомкнутость имеют 80 % сообществ формации апофита *Artemisia tilesii* и 85 % сообществ формации заносного вида *Elytrigia repens*. Это указывает на то, что местные апофиты и заносные виды на территории ТУ в условиях теплого, нарушенного или искусственного и удобренного субстрата очень часто образуют максимально сомкнутые сообщества.

Средняя степень сомкнутости отмечена во всех сообществах местных холодолюбивых видов *Salix pulchra*, *Carex lugens*. Она также характерна для половины сообществ местного остаточного вида *Festuca brachyphylla*, местно-заносного вида *Tripleurospermum hookeri* и 30 % сообществ местных гигрофильных теплолюбивых видов *Puccinellia hauptiana*, *Epilobium hornemannii*.

Максимальное количество фитоценозов с наименьшей степенью сомкнутости отмечено в формации *Agrostis scabra* (в 50 %). Такая сомкнутость наблюдается часто и в сообществах формаций *Athyrium cyclosorum*, *Festuca brachyphylla*, *Solidago compta*, *Angelica gmelinii*, *Puccinellia hauptiana*. Все сообщества этих формаций приурочены к вытаптываемым местам и к обсыхающим летом берегам водоемов.

На территории ТУ наиболее часто встречаются фитоценозы мертвопокровной группы — в 61 % формаций. На 2-м месте по количеству сообществ находится лишайниково-моховая группа — в 54 % формаций, на 3-м — гологрунтовая группа (39 % формаций). Затем, в порядке уменьшения числа фитоценозов, идут группы: рудератная, ковровая, водорослевая. При этом сообщества моховой, мертвопокровной и гологрунтовой групп ассоциаций встречаются во всех температурных зонах — холодной, умеренно теплой и теплой, а фитоценозы рудератной, ковровой и водорослевой групп представлены только в умеренно теплой и теплой.

Особенно много фитоценозов с моховым напочвенным покровом в формациях теплолюбивых и влаголюбивых злаков и разнотравья: *Puccinellia hauptiana*, *Agrostis scabra*, *Epilobium hornemannii*. Много сообществ этой группы в формациях местных

и местно-заносных видов на умеренно теплых и сухих экотопах: *Artemisia tilesii*, *Tripleurospermum hookeri*, *Angelica gmelinii*.

Сообществ мертвopoкpoвнoй группы много в формациях теплолюбивых заносных злаков и умеренно теплолюбивых местных апофитов: *Elytrigia repens*, *Alopecurus arundinacea*, *Calamagrostis purpurea*, *Arctagrostis arundinacea*, *Angelica gmelinii*.

Наиболее часто сообщества гологpунтoвoй группы принадлежат формациям влаго- и теплолюбивых местных злаков: *Puccinellia hauptiana*, *Agrostis scabra*. Встречаются они и в формации местного галофильного вида *Angelica gmelinii*.

Фитoцeнoзы рудератной группы (из 6 формаций) распространены на месте разрушенных теплиц, а также на огородах и около разрушенных построек. К этой группе относятся сообщества формаций *Erysimum cheiranthoides*, *Tripleurospermum hookeri*, *Stellaria media*, *Epilobium hornemannii*, *Elytrigia repens*, *Polygonum convolvulus*. В части сообществ этой группы на свободной от мусора почве произрастают мхи, что указывает на потенциальную принадлежность их к моховой группе ассоциаций.

Сообщества ковровой группы наиболее часто принадлежат формациям местного апофита *Equisetum arvense* subsp. *boreale* и теплолюбивого заносного однолетника *Stellaria media*. Они встречены также в формациях *Poa pratensis* и *Festuca pratensis*, в нижнем ярусе которых обильны *Stellaria media*, *S. ciliatosepala*.

Водорослевая группа ассоциаций характерна для экотопов с периодическим или постоянным сильным увлажнением грунта теплой солоноватой водой. Сообщества этой группы наиболее характерны для формаций *Puccinellia hauptiana* и *Epilobium palustre*.

В списке господствующих видов преобладают местные — 19 видов (68 % всех господствующих видов), они образуют 61 % всех фитоценозов, описанных нами на территории ТУ.

В холодной зоне формации местных видов (4) представлены небольшим количеством сообществ и занимают небольшие площади. Многие местные виды (8 видов-апофитов), господствовавшие в растительных сообществах на холодных и умеренно теплых сухих экотопах до начала хозяйственного освоения ключей, расширили свое присутствие на ТУ после нарушения растительного покрова и уничтожения растительных сообществ некоторых формаций.

Ряд формаций влажных экотопов в умеренно теплой зоне исчез или сильно сократил площади, занятые их сообществами. Последние представлены сейчас сообществами индифферентных видов — *Arctophila fulva*, *Epilobium palustre*.

Формации теплых сухих экотопов на термальных урочищах ненарушенных ключей Чукотки обычно малочисленны и занимают там небольшие площади, так как в теплой зоне преобладают увлажненные экотопы. После освоения ключей число таких формаций и занимаемые ими площади сократились. Однако формации некоторых теплолюбивых видов влажных экотопов расширили здесь свое присутствие и заняли места исчезнувших или потесненных видов. Это формации *Puccinellia hauptiana*, *Juncus ambiguus* subsp. *ossoraicus*, *Agrostis scabra*.

Некоторые формации местно-заносных видов (*Angelica gmelinii*, *Poa pratensis*), характерные и для других термальных источников Чукотского п-ова, несколько расширили занятые ими площади на ТУ Кукуньских ключей.

Среди 7 формаций, в которых представлены растительные сообщества всех 3 или 2 крайних градаций сомкнутости, 5 — формации местных видов-апофитов, 1 — местно-заносного вида-апофита *Angelica gmelinii* и 1 — заносного натурализовавшегося вида *Elytrigia repens*.

Все эти факты неоспоримо указывают на то, что местные виды, несмотря на сильное отрицательное влияние хозяйственной деятельности человека на растительность ключей, продолжают доминировать в растительном покрове термального урочища.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96-04-49780).

Дорогостайская Е. В. Сорные растения Крайнего Севера СССР. Л., 1972. 172 с.

Катенин А. Е. Структура растительного покрова территории Гильмимлинейских термальных источников // Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова. Л., 1981. С. 41—77.

Катенин А. Е. Анализ флоры Кукуньских горячих ключей (Чукотский полуостров) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 12. С. 38—52.

Катенин А. Е., Резванова Г. С. Очерк флоры и растительности района Кукуньских (Лоринских) горячих ключей (Чукотский полуостров) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 1. С. 15—27.

Леонтьев В. В. Хозяйство и культура народов Чукотки (1958—1970 гг.). Новосибирск, 1973. 180 с.

Тихомиров Б. А. К характеристике флоры и растительности термальных источников Чукотки // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 9. С. 1427—1445.

Полозова Т. Г. Жизненные формы сосудистых растений Таймырского стационара // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1977. С. 114—143.

Полозова Т. Г., Юрцев Б. А. Парциальная флора окружения горячих ключей: сосудистые растения // Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова. Л., 1981. С. 94—121.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 13 I 1999

SUMMARY

On the territory of the thermal locality (TL) of the Kukun hot springs, plant communities of 28 dominant species are represented. Among them — 19 aboriginal, 5 adventive, 4 aboriginal-adventive ones. Among aboriginal there are 6 microthermal tundra residual species, 8 tundra apophytes, 2 thermophilic residual species and 3 thermophilic apophytes. Dominant species are grouped into active (17) and passive (11) ones according to the perspectives of the preservation of their communities in Kukun springs TL. Among dominant species there are 1 shrub species, 27 herbs; 24 perennials, 4 annuals. Herbs fall into graminoids (13) and herboids (14).

The vegetation cover of TL territory is formed mainly by aboriginal and aboriginal-adventive mesothermophilic apophytes, among which herboids prevail. Communities of aboriginal macrothermophilic graminoids dominate in wet warm habitats, communities of adventive and aboriginal-adventive graminoids prevail in the territories of greenhouses and kitchengardens.

The hierarchical classification system of plant communities is worked out. It includes 5 levels, containing units from the class of formations to the group of associations. For each level the typology of classification units is given.

28 formations are established according to the number of dominant species. They are united into 3 classes on the base of their accordance to the cold, moderate warm and warm habitats. In every class, formations are united into 4 groups according to the grade of their habitat disturbance. Formations are subdivided into 3 classes of associations according to the degree of density of communities and into 6 groups of associations on the base of the characteristics of the ground layer.

УДК 581.522.5 (212.6) (571.52)

© Г. К. Зверева

ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЙ СТЕПЕЙ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ТУВЫ

G. K. ZVEREVA. ECOLOGO-BIOLOGICAL FEATURES OF PLANTS OF CENTRAL TUVA STEPPES

В Центральной Туве в 1979—1981 и 1984—1990 гг. у 28 видов степных растений по экологическому профилю от луговой степи до опустыненной изучались показатели водного режима, анатомического строения листьев и структуры их фотосинтетического аппарата, а также содержание хлорофилла и общего азота. Выявлена большая лабильность эколого-биологических приспособительных признаков. По изученным характеристикам степные растения Центральной Тувы сопоставлены с представителями степей Казахстана, Забайкалья, Хакасии и Монголии. Проведено сопоставление адаптивных признаков при распределении растений по экологическим и структурно-адаптивным группам. Показано, что высокая адаптационная способность растений связана с плотным сложением тканей листа, с высокой концентрацией хлоропластов и низким содержанием хлорофилла в пластидах, с особенно выраженной подвижностью водного режима.

Ключевые слова: анатомическое строение листьев, эколого-физиологические особенности, экологические группы, степные растения, Тува.

Исследование приспособленности растений к условиям существования позволяет глубже понять закономерности распространения видов и формирования продуктивности фитоценозов различных природно-климатических зон. При этом важное значение имеет выявление адаптивных стратегий растений на основе комплексного изучения их эколого-биологических признаков.

Сочетание сходных анатомо-морфологических и эколого-физиологических особенностей позволяло многим авторам объединять виды с близкими адаптационными системами в отдельные экологические группы (Заленский, 1922; Генкель, 1946, 1982; Шенников, 1950; Григорьев, 1955, и др.). В последнее время при создании экологической классификации растений комплексный подход к решению проблемы адаптации усиливается (Рахимова, 1991; Шереметьев и др., 1992), при этом большое внимание обращается на структурные приспособления листьев в аридных условиях, осуществляемые 3 основными путями: пикноморфным (уплотнение клеток мезофилла), склероморфным (усиление склерификации за счет развития склеренхимной обкладки пучков прокамбиального происхождения) и суккулентным (увеличение объема водоносной паренхимы), которым соответствуют структурно-адаптивные группы ксерофитов (Бутник, 1984). Ю. В. Гамалей и Ц. Шийрэвдамба (1988) пикноморфный тип строения листа объединяют со склероморфным, а наиболее приспособленной к условиям пустынь считают коронарную суккулентность.

Целью нашего исследования было дать комплексный анализ адаптаций растений степей Центральной Тувы к гелио- и ксеротермическим условиям среды на основе изучения их количественно-анатомических и эколого-биологических особенностей, при этом сопоставить количественные признаки при распределении видов по экологическим и структурно-адаптивным группам.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика изученных видов растений степей Центральной Тувы

Вид	Тип жизненной формы	Экологическая группа	Встречаемость видов в изученных сообществах
Двудольные; тип листа:			
Мезоморфный			
<i>Lathyrus pannonicus</i>	ТП длиннокорневишный	М	Л
<i>Pulsatilla multifida</i>	ТП кистекорневой	КМ	Л
<i>P. turczaninowii</i>	ТП длинностержнекорневой	КМ	Л, Н, П
<i>Phlomis tuberosa</i>	ТП клубнекорневой	КМ	Л, Н, П, О
<i>Thymus mongolicus</i>	Полукустарничек	МК	Н
<i>Goniolimon speciosum</i>	ТП длинностержнекорневой	ЭУ	П, О
Пикноморфный			
<i>Artemisia frigida</i>	Полукустарничек	ЭУ	Л, Н, НС, П, О
<i>Caragana pygmaea</i>	Кустарник	ЭУ	Л, Н, П, О
<i>C. bungei</i>	»	ЭУ	О
<i>Ceratocarpus arenarius</i>	ТМ короткостержнекорневой	ЭУ	Н, П, О
<i>Potentilla acaulis</i>	ТП длиннокорневишный	ЭУ	Н, П, О
<i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	Полукустарник	ЭУ	П, О
Склероморфный с коронарным синдромом			
<i>Nanophyton grubovii</i>	Кустарничек	ЭУ	О
Суккулентный			
<i>Orostachys spinosa</i>	ТМ кистекорневой	С	Л, Н, П, О
Суккулентный с коронарным синдромом			
<i>Kochia prostrata</i>	Полукустарничек	ЭУ	НС, П, О
Однодольные; тип листа:			
Склероморфный			
<i>Poa attenuata</i>	ТП рыхлокустовый	МК	Л, Н
<i>Carex pediformis</i>	ТП короткокорневишный	МК	Л, Н, П
<i>Stipa pennata</i>	ТП плотнокустовый	МК	Л, Н, П
<i>Koeleria cristata</i>	То же	ЭУ	Л, Н, П, О
<i>Achnatherum splendens</i>	» »	ГК	НС
<i>Festuca valesiaca</i>	» »	ЭУ	Н, НС, П
<i>Agropyron cristatum</i>	ТП рыхлокустовый	ЭУ	Н, П, О
<i>Stipa krylovii</i>	ТП плотнокустовый	ЭУ	Н, П, О
<i>Psathyrostachys juncea</i>	ТП рыхлокустовый	ЭУ	О
Суккулентный			
<i>Iris ruthenica</i>	ТП короткокорневишный	М	Л
<i>I. humilis</i>	То же	МК	Н, П
<i>Allium senescens</i>	ТП плотнокустовый	С	Л, П
<i>A. anisopodium</i>	ТП короткокорневишный	С	Н, П

Примечание. Тип жизненной формы: ТП — травянистый поликарпический, ТМ — травянистый монокарпический. Экологическая группа: М — мезофит, КМ — ксеромезофит, МК — мезоксерофит, ЭУ — эуксерофит, ГК — гемиксерофит, С — суккулент. Степь: Л — осочково-овсецово-разнотравная луговая, Н — карагано-осочково-скрученноостниковая настоящая, НС — колосняково-чиевая солонцеватая настоящая, П — разнотравно-ковыльная петрофитная опустыненная, О — ломкоколосниково-наофитоновая опустыненная.

Исследования проводили в Республике Тува в 1979—1981 и 1984—1990 гг. по экологическому профилю общей протяженностью около 120 км, пересекающему Улуг-Хемскую котловину с юга на север от лесостепи у предгорий хребта Танну-Ола (с. Сосновка) до опустыненного пояса на отрогах Уюкского хребта (г. Кызыл). Подобное распределение растительности связано с ориентацией макросклонов хребтов.

Опытные участки располагались в 5 точках профиля: в осочково-овсецово-разнотравном сообществе луговой степи (сообщество полидоминантно и состоит из ряда содоминантов: *Carex pediformis*,¹ *Helictotrichon schellianum*, *Pulsatilla multifida*), в караганово-осочково-скрученноостниковом сообществе настоящей степи (доминант *Helictotrichon altaicum*, содоминанты — *Caragana pygmaea* и *Carex pediformis*), в колосняково-чиевом сообществе настоящей солонцеватой степи (доминант *Achnatherum splendens*, содоминант *Leymus paboanus*), в разнотравно-ковыльном сообществе петрофитной опустыненной степи (проективное обилие видов незначительно, поэтому условно выделено 4 равноценных содоминанта — *Stipa glareosa*, *Cleistogenes squarrosa*, *Goniolimon speciosum*, *Allium senescens*), в ломкоколосниково-нанофитновом сообществе опустыненной степи (доминант *Nanophyton grubovii*, содоминанты — *Psathyrostachys juncea* и *Parmelia vagans*).

Метеорологические условия 1979, 1980 и 1986 гг. были близки к средним многолетним, крайней засушливостью отличались вегетационные периоды 1981 и 1990 гг., в 1989 г. наблюдалась весенняя засуха, в 1987 г. — позднелетняя. Более влажными и прохладными оказались сезоны вегетации 1984, 1985 и 1988 гг.

Эколого-биологические показатели исследованы у 28 видов растений — типичных представителей степных сообществ, различающихся по типу жизненных форм и местообитанию (табл. 1). Характеристики анатомического строения и ассимиляционного аппарата изучали на живых или фиксированных в смеси Гаммалунда листьях, завершивших рост, но еще не стареющих, отобранных в верхней трети стебля. Исследование структуры фотосинтетического аппарата проводили, пользуясь методическими подходами, предложенными рядом авторов (Годнев, Калишевич, 1938; Годнев, Липская, 1965; Possingham, Saurer, 1969; Мокроносов, Багаутдинова, 1974; Горышина и др., 1975; Мокроносов, Борзенкова, 1978; Мокроносов, Шмакова, 1978). Содержание хлорофилла определяли спектрофотометрическим методом в модификации Z. Šestak (1971). Растительный материал предварительно консервировали горячим ацетоном в присутствии $MgCO_3$ (Сапожников и др., 1978).

Содержание воды в листьях и корневых системах определяли гравиметрическим методом, интенсивность транспирации — методом быстрого взвешивания побегов (Иванов и др., 1950). Реальный водный дефицит определяли в полуденные часы по O. Stoker (1929) в модификации I. Čatský (1962), интенсивность расходования водного запаса срезанными побегами — по А. А. Ничипоровичу (1926). Общее количество азота в листьях и подземных органах определяли методом Кельдыля и рассчитывали в процентах к абсолютно сухой массе растений (Методы..., 1972). Предварительно растительный материал фиксировали в парах спирта и высушивали при комнатной температуре. Полученные данные обработаны статистически общепринятыми методами (Плохинский, 1978).

Результаты и обсуждение

Расположение Республики Тува в самом центре Азиатского материка, рассеченность рельефа и окруженность основной территории высокими горными хребтами определяют исключительную контрастность ее природных особенностей. При этом наибольшей континентальностью климата, меньшим увлажнением почвы и особенно

¹ Названия видов даны в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1995).

выраженной сухостью воздуха отличается пояс низкогорья, занятый преимущественно степной растительностью. Среднегодовое количество осадков в котловинах составляет 200—230 мм, увеличиваясь до 300 мм по их окраинам, причем выпадают они крайне неравномерно. Годовые амплитуды абсолютных температур достигают 95 °С (июль — +38, январь — -57 °С). Безморозный период длится 95—120 дней, сумма положительных температур составляет 1200—1800 °С, отмечается большая продолжительность солнечного сияния (Ефимцев, 1957).

Степи Центрально-Тувинской котловины несут черты переходного типа от настоящих южно-сибирских (Хакасских) степей к пустынным степям Северо-Западной Монголии (Соболевская, 1950). Участие в степных экосистемах элементов разнородных флор, обусловленное историей формирования и переходным характером растительного покрова региона от сибирской тайги к центрально-азиатским пустыням (Соболевская, 1953; Растительный покров..., 1985; Намзалов, 1994, и др.), а также экстраконтинентальные климатические условия, высокая инсоляция и часто повторяющиеся засухи определяют разнообразие и большую лабильность приспособительных признаков у растений степей Центральной Тувы, что способствует более эффективному использованию ресурсов различных местообитаний и свидетельствует о разных путях их адаптации к гелио- и ксеротермическим условиям среды.

В пределах экологического профиля проективное покрытие изученных видов составило: в луговой степи — 37 %, в настоящей — 59, в петрофитной — 55 и в опустыненной — 70 % от общего проективного покрытия сообщества.

Анатомическое строение листьев степных растений очень разнообразно. У изученных видов описаны 9 типов мезофилла, из них 6 у двудольных растений (некранцевая группа: изолатерально-губчатый, дорсивентральный, изолатерально-палисадный, изопалисадный; кранцевая группа: кранц-изолатеральный, кранц-вентродорсальный) и 3 у однодольных (плотногомогенный тип склероморфных злаков и осок, суккулентный изолатеральный, суккулентный центрический). Большинство видов представлено C_3 -растениями, C_4 -виды единичны и произрастают преимущественно в петрофитной и опустыненной степях.

Среди двудольных растений большое распространение имеют разные варианты изолатерально-палисадного мезофилла, которые встречаются у 40 % от их числа (на 1 см² их листьев содержится 2.5—5.4 млн хлоренхимных клеток), плотный дорсивентральный мезофилл отмечается у 26.7 % видов (на 1 см² листа 0.7—1.5 млн клеток), а рыхлый дорсивентральный — лишь у 13.3 % (на 1 см² листа 0.3—0.5 млн клеток). Среди однодольных широко представлены злаки, листья которых характеризуются плотногомогенным мезофиллом и сильным развитием склеренхимы. Подчеркнем, что в мезофилле *Stipa pennata*, *S. krylovii*, *Agropyron cristatum* и *Psathyrostachys juncea* часто встречаются разветвленные клетки, состоящие из разного числа так называемых «клеточных ячеек», наподобие тех, которые обнаружены в листьях некоторых злаков (Tuan, 1962; Chonan, 1965, 1970, и др.). У *Achnatherum splendens*, *Festuca valesiaca* и *Koeleria cristata* отмечались неразветвленные клетки. Для многих представителей двудольных и однодольных характерно наличие в той или иной степени развитой водоносной паренхимы, при этом разные варианты суккулентного строения наблюдались у 21 % изученных видов.

Среднее количество хлоропластов в клетке у рассматриваемых видов изменяется от 10 до 90, а поверхностная плотность пластид (их число на 1 см² листа) — от 4.5 до 95.0 млн/см², что связано с разнообразием анатомического строения мезофилла (Зверева, 1986а). Наиболее высокая густота пластид (30—95 млн/см²) наблюдается у эуксерофитов, имеющих в основном пикноморфное и склероморфное строение листьев, многие из них по этому показателю приближаются к ксерофитам пустынь. Объемная плотность хлоропластов, т. е. их количество в 1 мм³ мезофилла (без учета покровных тканей), также больше у растений с пикноморфным и склероморфным строением листьев (2.6—9.9 млн/мм³), у суккулентных и мезоморфных видов ее значения меньше — 0.1—2.3 млн/мм³.

В целом видовые особенности ассимиляционного аппарата у степных ксерофитов достаточно выражены. Вместе с тем у многих доминирующих и часто встречающихся видов, как однодольных, так и двудольных, особенно в петрофитной и опустыненной степях, наблюдаются высокие и близкие значения поверхностной плотности хлоропластов, что, вероятно, обусловлено наличием некоторой оптимальной концентрации пластид, обеспечивающей преимущества в данном местообитании.

Листья степных растений характеризуются низким содержанием и соотношением хлорофиллов «а» и «b», что связано с интенсивной инсоляцией и неблагоприятным увлажнением местности (Зверева, 1985). У 86 % изученных видов содержание зеленых пигментов колеблется в пределах 0.7—2.2 мг/г сырой массы, причем у половины видов их среднее содержание — от 1.3 до 1.6 мг/г. Основные изменения отношения хлорофиллов «а» и «b» — от 1.8 до 2.6. Наиболее обогащены пигментами злаковые и осоковые, наименее — растения с суккулентными листьями. Максимальное количество хлорофилла совпадает со временем подготовки растений к цветению, иногда с началом цветения.

Масса зеленых пигментов в хлоропласте, рассчитанная для 15 видов растений, невелика. Она больше у видов с мезоморфными и суккулентными листьями — $(1.12—3.16) \cdot 10^{-9}$ мг, наиболее низкое содержание хлорофилла — $(0.36—0.84) \cdot 10^{-9}$ мг — отмечено в основном в хлоропластах эуксерофитов.

О широком экологическом диапазоне растений и высокой интенсивности их водообменных процессов как приспособленности к резко изменчивым условиям среды свидетельствуют также колебания показателей водного режима. Обобщение результатов, полученных в разные годы (Горшкова, Зверева, 1982, 1988), показало, что в листьях рассматриваемых видов содержится в среднем от 41 до 90 % воды при изменениях от минимального уровня до максимального — от 20.4 до 95.8 %. Оводненность корней изменяется от 15.3 до 82.6 %. Средняя интенсивность транспирации колеблется от 0.17 до 0.88 г/г · ч, при этом наибольшее значение составило 4.84. Для реального водного дефицита также характерны большие пределы изменчивости — от 2—3 до 67 %. За 3 ч завядания степные виды расходуют 15.5—66.0 % своего водного запаса. При засухе оводненность листьев снижается в 1.2—1.6 раза, интенсивность транспирации — в 1.3—3.4 раза, скорость отдачи влаги при завядании — в 1.2—1.9 раза по сравнению с теми же периодами более влажных лет.

Среднее содержание общего азота в листьях степных растений также невелико: у 89 % изученных видов оно находится в пределах 1.2—2.5 % от абс. сух. массы (Химический..., 1985; Горшкова, Монгуш, 1992; Зверева, 1994). Максимальные значения (3.1—4.4 %) наблюдаются в начале лета у представителей семейств бобовых, губоцветных и сложноцветных. Особенно мало азота в подземных органах — 0.3—1.3 %, лишь у единичных видов его значения достигают 2.6 %.

Сопоставление степных растений Тувы с представителями степей Казахстана, Забайкалья, Хакасии и Монголии (Юнатов, 1954; Свешникова, 1963, 1979; Горшкова, 1966; Мирошниченко, 1977; Журавлева, 1977, 1985; Измайлова, 1986; Зверева, 1986б; Буинова, 1988; Бобровская, Свешникова, 1988; Бобровская, 1991, и др.) выявило следующее. Листья степных видов Тувы нередко отличаются более мелкими клетками и по концентрации хлоропластов приближаются к ксерофитам пустынь Средней Азии (Бутник, 1977; Мокроносов, Шмакова, 1978, и др.). Средний уровень хлорофилла в листьях в основном немного ниже, чем у растений степной зоны юга Забайкалья, а содержание общего азота в среднем за летнюю вегетацию чуть выше, чем в степях Забайкалья и Монголии. Особенно следует отметить, что в пределах Евразийской степной области растения степей Центральной Тувы выделяются наиболее широким диапазоном варьирования показателей водного режима, что свидетельствует о широких адаптационных возможностях.

У рассматриваемых нами степных видов согласно особенностям их биоморфологии и организации водного режима (Горшкова, Зверева, 1982) выделены 6 экологических групп (табл. 1). Дальнейшее сопоставление показателей выявило, что в пределах этих групп чаще недостоверны различия, чем у видов, сгруппированных с

ТАБЛИЦА 2

Достоверность разницы между средними величинами показателей у растений разных экологических групп

Показатель	Достоверность разницы между группами									
	мезофитов и				ксеромезофитов и			мезоксерофитов и		эуксерофитов и суккулентов
	ксеромезо- фитов	мезоксе- рофитов	эуксеро- фитов	суккулен- тов	мезоксеро- фитов	эуксеро- фитов	суккулен- тов	эуксеро- фитов	суккулен- тов	
Число клеток хлоренхимы на 1 см ² листа	—	—	***	—	*	***	**	—	*	***
Число хлоропластов на 1 см ² листа	—	*	***	—	—	***	—	—	—	**
Содержание хлорофилла в листе	—	—	—	*	—	—	**	—	**	***
Содержание хлорофилла в хлоропласте	—	—	—	Нет	—	**	Нет	—	Нет	Нет
Оводненность листьев	*	*	***	*	—	**	***	—	***	***
Диапазон варьирования оводненности листьев	—	—	***	—	—	***	*	—	*	***
Оводненность корней	Нет	Нет	Нет	Нет	—	*	*	—	—	***
Интенсивность транспирации	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Диапазон варьирования интенсивности транспирации	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Содержание азота в листьях	—	—	—	Нет	*	—	Нет	—	Нет	Нет

Примечание к табл. 2 и 3. Разница достоверна при уровне значимости (P): * — 0.05; ** — 0.01; *** — 0.001; прочерк — разница недостоверна; «нет» — нет данных.

ТАБЛИЦА 3

Достоверность разницы между средними величинами показателей у растений разных структурно-адаптивных групп

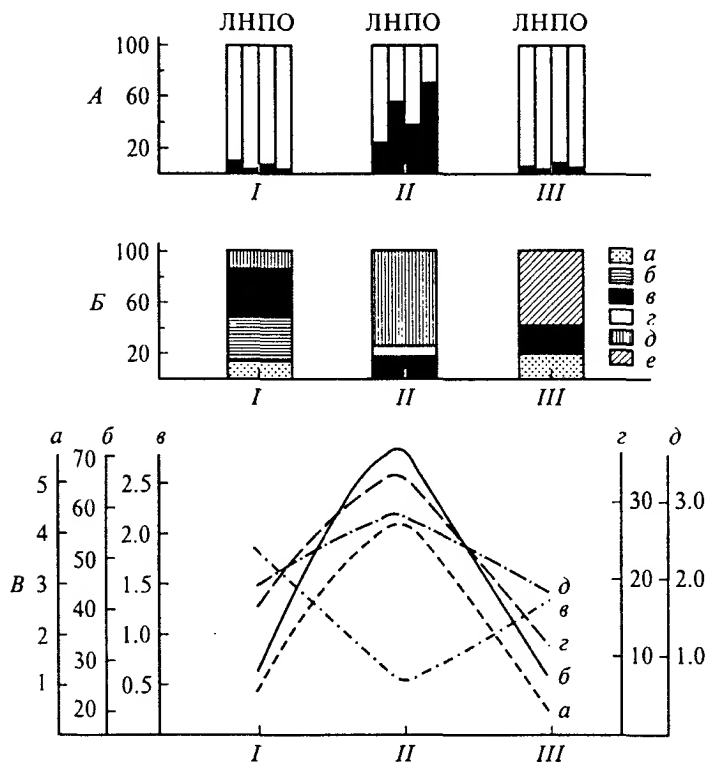
Показатель	Достоверность разницы между группами					
	мезоморфной и			пикноморфной и		склероморфной и суккулентной
	пикноморфной	склероморфной	суккулентной	склероморфной	суккулентной	
Число клеток на 1 см ² листа	***	***	*	—	***	***
Число хлоропластов на 1 см ² листа	***	***	—	—	**	***
Содержание хлорофилла в листе	—	—	**	—	*	**
Содержание хлорофилла в хлоропласте	**	**	—	—	***	***
Оводненность листьев	*	***	**	—	***	***
Диапазон варьирования оводненности листьев	***	***	—	—	***	***
Оводненность корней	—	***	*	**	**	***
Интенсивность транспирации	—	—	—	—	—	—
Диапазон варьирования интенсивности транспирации	—	—	—	—	—	—
Содержание азота в листьях	—	—	—	**	*	—

учетом основных стратегий адаптации листа к аридным условиям и объединенных в 4 структурно-адаптивные группы: мезоморфную, пикноморфную, склероморфную и суккулентную (табл. 2, 3). В коронарно-суккулентной группе представлен только один вид *Kochia prostrata*. Более подробное изучение приспособительных признаков позволило в последующем объединить пикноморфную и склероморфную группы в одну — склероморфную.

Представители мезоморфной группы особенно часты в луговой степи, их листья в своей организации сочетают как мезоморфные, так и ксероморфные (хорошо развитые наружные покровы) признаки. Вместе с тем они отличаются достаточно крупными клетками хлоренхимы, незначительной густотой пластид, содержащих сравнительно большое количество хлорофилла (см. рисунок). Мезоморфные листья характеризуются также большей оводненностью, но меньшей подвижностью водного режима. Отметим, что полученные ранее данные для *Bromopsis inermis* (Зверева, Петрук, 1989) близки к таковым для мезоморфных двудольных растений.

Природно-климатические условия Тувы создают жесткие экологические режимы среды в степных сообществах, поэтому для большей части видов характерны пикноморфная и склероморфная структуры листа. Первая представлена в основном у двудольных разными вариантами изолатерально-палисадного строения с плотным расположением клеток паренхимы и слабым развитием механических тканей. Сокращение испарения осуществляется за счет опушенности листа, погруженности устьиц и утолщения наружной стенки клеток эпидермы. По типам жизненных форм — это преимущественно древесные растения, наиболее широко распространенные в петрофитной и опустыненной степях. Склеренхимные листья характерны для многих степных злаков и осок, которые наиболее обильны в настоящей степи. У доминанта опустыненной степи *Nanophyton grubovii* сильное развитие склеренхимы сочетается с наличием Kranz-мезофилла, являющегося структурной основой C₄-фотосинтетического метаболизма.

Сопоставление этих групп растений выявило высокие и близкие значения концентрации клеток и хлоропластов в листьях. При этом наибольшая густота пластид (48—95 млн/см²) наблюдалась в листьях двудольных изолатерально-палисадного и



Характеристика структурно-адаптивных групп (I—III) растений степей Центральной Тувы.

Группа: I — мезоморфная, II — склероморфная, III — суккулентная.

A — представленность растений структурно-адаптивных групп в изученных сообществах (Л, Н, П, О — см. табл. 1). По оси ординат — доля от общего проективного покрытия, %. B — представленность растений различных экологических групп в структурно-адаптивных группах. Экологические группы: а — мезофиты, б — ксеромезофиты, в — мезоксерофиты, г — гемиксерофиты, д — зуksерофиты, е — суккуленты. По оси ординат — доля от общего состава группы, %. B — средние эколого-биологические данные для группы. По осям ординат: а — число клеток на 1 см² поверхности листа, млн; б — число хлоропластов на 1 см² листа, млн; в — содержание хлорофилла в хлоропласте, мг · 10⁻⁹; г — диапазон варьирования оводненности листьев (разница между максимальным и минимальным значениями), %; д — диапазон варьирования интенсивности транспирации, г/г · ч.

изопалисадного строения и листовых пластинок крупнодерновинных злаков, несмотря на развитие у многих из последних крупных, разветвленных клеток мезофилла. Для представителей обеих групп характерны также низкое содержание хлорофилла в хлоропластах и ярко выраженная подвижность водного режима, о чем свидетельствуют наиболее широкие диапазоны варьирования оводненности листьев и интенсивности транспирации. Отметим лишь меньшее содержание азота в листьях и меньшую оводненность корневых систем у представителей склероморфной группы по сравнению с пикноморфными видами. Но в целом, несмотря на структурные различия в организации листа, пикноморфная и склероморфная адаптивные группы растений экологически близки по степени приспособленности к условиям существования, что дает основание для объединения их в одну группу с первым или со вторым названием. Согласно терминологии Ю. В. Гамалея и Ц. Шийрэвдамбы (1988), эту группу будем называть склероморфной.

Проявление сходства у представителей двудольных и однодольных растений отчасти может быть обусловлено конвергентностью их адаптационных систем. Повышенная плотность пластид как основа потенциально высокого фотосинтеза единицы листовой площади, а также большая интенсивность и широкая подвижность водообменных процессов свидетельствуют о высокой физиологической активности и выраженной гибкости реакции на изменчивые условия среды у растений этой группы,

среди представителей которой большинство видов являются доминантами и содоминантами степных формаций.

Суккулентная структурно-адаптивная группа включает в себя виды растений, листья которых имеют развитую водозапасающую паренхиму или гомогенный мезофилл, совмещающий особенности ассимиляционной и водоносной тканей. Густота хлоропластов в их листьях колеблется в достаточно больших пределах — от 4,5 до 46 млн/см² из-за разного пластидного наполнения клетки. Вместе с тем эти виды хорошо отличаются от других степных растений пониженной концентрацией хлорофилла и хлоренхимных клеток в листьях, высокой жаростойкостью и повышенной оводненностью листьев, у них более слабый реальный водный дефицит и лабильность водного режима (Горшкова, Зверева, 1982; Зверева, 1982). Но низкие величины сосущей силы, особенно характерные для луков (Яблокова, 1982; Бобровская, 1991), свидетельствуют о слабой их засухоустойчивости и тем самым отличают степные суккуленты от пустынных, развивающих большую сосущую силу даже при благоприятных условиях увлажнения.

Для *Kochia prostrata*, представителя коронарно-суккулентной группы, характерно сочетание суккулентных и ксероморфных признаков как в структуре листа, так и в организации водного режима.

Участие суккулентных видов в степных сообществах незначительно в отличие от пустынных формаций, где они преобладают особенно среди доминантов (Гамалей, Шийрэвдамба, 1988; Бутник и др., 1991). При этом наиболее приспособленными к аридным условиям считаются суккуленты с коронарным синдромом, допускающим фотосинтез в более широком экологическом диапазоне за счет сочетания особенностей С₄ и САМ типов фотосинтеза. Среди них наименьшим ксероморфизмом отличаются представители рода *Kochia*. В качестве приспособительных признаков пустынных суккулентов к экстремальным условиям среды выделяют также крайне низкое содержание хлорофилла в листьях и достаточно стабильный водный режим (Таджиева, 1985; Рахимова, 1988; Бобровская, 1991).

Сопоставление характеристик по экологическим группам растений выявило достоверные различия между теми из них, которые более ярко характеризуют мезоморфные, ксероморфные и суккулентные черты в строении листьев и особенностях водного режима. Значительно меньше различий или их отсутствие наблюдалось между такими группами, как мезофиты, ксеромезофиты и мезоксерофиты, а также между мезоксерофитами и эуксерофитами.

Таким образом, в степях Центральной Тувы наибольшей приспособленностью к гелио- и ксеротермическим условиям среды отличаются представители склероморфной структурно-адаптивной группы, большинство из которых доминанты и содоминанты степных формаций. Их высокая адаптационная способность связана с плотным сложением тканей листа, с высокой концентрацией пластид и низким содержанием хлорофилла в хлоропластах, с особенно выраженной подвижностью водного режима. Структурно-функциональные особенности растений суккулентной группы, вероятно, носят переходный характер приспособленности к более аридным условиям пустынь.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобровская Н. И. Водный режим растений степей и пустынь Монголии. СПб., 1991. 154 с.
Бобровская Н. И., Свешикова В. М. Водный режим // Сухие степи Монгольской Народной Республики. Л., 1988. Ч. 2. С. 31—52.
Буинова М. Г. Анатомия и пигменты листа растений Забайкалья. Новосибирск, 1988. 97 с.
Бутник А. А. Об адаптивных признаках листьев маревых // Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана. Ташкент, 1977. С. 4—15.
Бутник А. А., Нигманова Р. И., Пайзиева С. А. и др. Экологическая анатомия пустынных растений Средней Азии. Ташкент, 1991. 252 с.
Гамалей Ю. В., Шийрэвдамба Ц. Структурные типы пустынных растений // Пустыни Заалтайской Гоби: Характеристика растений-доминантов. Л., 1988. С. 45—66.

Генкель П. А. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения // Тр. Ин-та физиол. растений АН СССР. 1946. Т. 5. Вып. 1. 238 с.

Генкель П. А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М., 1982. 278 с.

Годнев Т. Н., Калишевич С. В. Наблюдения над увеличением числа и размеров хлоропластов и накоплением в них хлорофилла во время роста листьев // Сб. памяти акад. В. Н. Любименко. Киев, 1938. С. 51—66.

Годнев Т. Н., Липская Г. А. К методике определения пигментов в хлоропластах растений // Физиология растений. 1965. Т. 12. Вып. 3. С. 554—557.

Горшкова А. А. Биология степных пастбищных растений Забайкалья. М., 1966. 274 с.

Горшкова А. А., Зверева Г. К. Экология степных сообществ Центральной Тувы // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. Новосибирск, 1982. С. 19—41.

Горшкова А. А., Зверева Г. К. Экология степных растений Тувы. Новосибирск, 1988. 116 с.

Горшкова А. А., Монгуш Л. Т. Степные пастбища Центральной Тувы (Улуг-Хемская котловина). Кызыл, 1992. 109 с.

Горышина Т. К., Заботина Л. Н., Пружина Е. Г. Пластидный аппарат травянистых растений лесостепной дубравы в разных условиях освещенности // Экология. 1975. № 5. С. 15—22.

Григорьев Ю. С. Сравнительно-экологическое исследование ксерофитизации высших растений. М.; Л., 1955. 157 с.

Ефимцев Н. А. Климатический очерк // Природные условия Тувинской автономной области. М., 1957. С. 46—65.

Журавлева Н. А. Взаимосвязь некоторых эколого-биоморфологических свойств и физиологических показателей степных растений // Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья. Новосибирск, 1977. С. 124—152.

Журавлева Н. А. К оценке засухоустойчивости различных биоморфологических групп растений в условиях степного сообщества // Условия среды и продуктивность растений. Иркутск, 1985. Ч. 2. С. 105—111.

Заленский В. Р. О признаках засухоустойчивости у растений юго-востока // Сел. и лесн. хоз-во. 1922. № 1—2. С. 125—135.

Зверева Г. К. К характеристике жаростойкости степных и пустынных растений Центральной Тувы // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. Новосибирск, 1982. С. 62—68.

Зверева Г. К. Содержание хлорофилла в степных пастбищных растениях Центральной Тувы // Сиб. вестн. с.-х. науки. 1985. № 1. С. 63—66.

Зверева Г. К. Экологические особенности ассимиляционного аппарата степных растений Центральной Тувы // Экология. 1986а. № 3. С. 23—27.

Зверева Г. К. Некоторые особенности анатомического строения листьев и их пластидного аппарата у степных растений Хакасии // Науч.-техн. бюл. / ВАСХНИЛ. Сиб. отд-ние. 1985б. Вып. 2. С. 41—48.

Зверева Г. К. Содержание азота и растворимых углеводов у степных растений Тувы // Сиб. вестн. с.-х. науки. 1994. № 1—2. С. 46—52.

Зверева Г. К., Петрук В. А. Основные черты ассимиляционного аппарата и водного режима многолетних трав при различных уровнях увлажнения почвы в степной зоне Тувы // Сиб. вестн. с.-х. науки. 1989. № 3. С. 36—41.

Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. Л. О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 2. С. 171—185.

Измайлова Н. Н. Водный режим // Степи Восточного Хангая. М., 1986. С. 99—126.

Методы биохимического исследования растений / А. И. Ермаков, В. В. Арасимович, М. И. Смирнова-Иконникова и др. Л., 1972. 456 с.

Мирошников А. Ю. М. Содержание химических элементов в степной и гобийской зонах Монголии // Раст. ресурсы. 1977. Т. 13. Вып. 3. С. 541—553.

Мокроносов А. Т., Багаутдинова Р. И. Динамика хлоропластов в листьях картофеля // Физиология растений. 1974. Т. 21. Вып. 6. С. 1132—1138.

Мокроносов А. Т., Борзенкова Р. А. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1978. Т. 61. Вып. 3. С. 119—133.

Мокроносов А. Т., Шмакова Т. В. Сравнительный анализ мезоструктуры фотосинтетического аппарата у мезофитных и ксерофитных растений // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, 1978. С. 103—107.

Намзалов Б. Б. Степи Южной Сибири. Новосибирск; Улан-Удэ, 1994. 309 с.

Ничипорович А. А. О потере воды срезанными растениями в процессе завядания // Опытная агрономия Юго-Востока. 1926. Т. 3. Вып. 1. С. 79—92.

- Плохинский Н. А. Математические методы в биологии. М., 1978. 264 с.
- Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск, 1985. 256 с.
- Рахимова Т. Биолого-экологические основы адаптации растений к условиям адырной зоны Узбекистана: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ташкент, 1988. 46 с.
- Рахимова Т. Системные исследования адаптации растений к ксеротермическим условиям аридной зоны // Экология. 1991. № 3. С. 40—47.
- Сапожников Д. И., Маслова Т. Г., Попова О. Ф. и др. Метод фиксации и хранения листьев для количественного определения пигментов пластид // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 11. С. 1586—1592.
- Свешикова В. М. Материалы по водному режиму полыней Казахстана // Тр. БИН АН СССР. 1963. Сер. 3. Вып. 15. С. 175—190.
- Свешикова В. М. Доминанты казахстанских степей. Л., 1979. 192 с.
- Соболевская К. А. Растительность Тувы. Новосибирск, 1950. 140 с.
- Соболевская К. А. Конспект флоры Тувы. Новосибирск, 1953. 245 с.
- Таджиева Ф. Н. Эколого-физиологическая характеристика фотосинтетического аппарата пустынных растений юго-западного Кызылкума: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1985. 20 с.
- Химический состав и питательность кормов естественных пастбищ Центральной Тувы: Метод. рекомендации / Б. В. Зайцев, Б. А. Скуковский и др. Новосибирск, 1985. 55 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 902 с.
- Шенников А. П. Экология растений. М., 1950. 375 с.
- Шереметьев С. Н., Гамалей Ю. В., Шийрэвдамба Ц. Сравнительный структурно-функциональный анализ пустынных, степных и луговых растений Монголии // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 44—59.
- Юнатов А. А. Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики. М.; Л., 1954. 351 с. (Тр. Монгол. комиссии; Вып. 56).
- Яблокова Л. П. Осмотическое давление, сосущая сила и фракционный состав воды листьев степных ксерофитов Тувы // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. Новосибирск, 1982. С. 41—47.
- Čatský I. Determination of water deficit in disks cut of foliage leaves // Biol. Plantarum. 1962. N 4. P. 306—314.
- Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. 1. The mesophyll structure of wheat leaves inserted at different level of shoot // Tohoku J. Agric. Res. 1965. Vol. 16. N 1. P. 1—12.
- Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. 5. Comparison of the mesophyll structure among seedling leaves of cereal crops / Proc. Crop. Sci. Japan. 1970. Vol. 39. P. 418—425.
- Possingham J. V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta. 1969. Vol. 86. N 2. P. 186—194.
- Šestak Z. Determination of chlorophylls *a* and *b* // Plant photosynthetic production. The Hague, 1971. P. 672—701.
- Stocker O. Über die Höhe des Wasserdefizits bei Pflanzen verschiedener Standorte // Erdszeit Kiseztelek. 1929. Bd 31. S. 104—114.
- Tuan H. C. Studies on the leaf cells of wheat. Morphology of the mesophyll cells // Acta Bot. Sin. 1962. Vol. 10. P. 285—291.

Сибирский НИИ кормов СО РАСХН
Новосибирск

Получено 16 IV 1998

SUMMARY

In Central Tuva parameters of a water regime, anatomical structure of leaves and the structure of their photosynthetic apparatus, as well as the chlorophyll and common nitrogen contents were studied in 28 species of steppe plants growing in profile from meadow steppe up to desertified one. A large variability of ecologo-biological adaptive attributes was found. Characteristics of steppe plants of Central Tuva are compared with those of steppe plants in Kazakhstan, Transbaikalia, Hakasia and Mongolia. The comparison of adaptive attributes of plants is carried out according to their belonging to ecological and structural-adaptive groups. It is shown that the high adaptive ability of plants is associated with dense constitution of leaf tissues and high chloroplast concentration with low chlorophyll content in plastids, and especially pronounced mobility of a water regime.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.34 : 581.9 (47 + 57)

© О. М. Афонина, Х. Андо

HYPNUM HOLMENII (MUSCI, HYPNACEAE) В БРИОФЛОРЕ РОССИИО. М. АФОНИНА, Х. АНДО. *HYPNUM HOLMENII* (MUSCI, HYPNACEAE) IN THE MOSS FLORA OF RUSSIA

На основании ревизии гербарных материалов установлено, что почти все указания о нахождении вида *Hypnum callichroum* в России ошибочны, подтвердились его находки только в Мурманской обл. и на юге Дальнего Востока. Большинство образцов *H. callichroum* было переопределено как *H. holmenii*, который недавно был описан из арктической области Канады. Приводятся морфологическое описание этого вида, его экологическая характеристика и распространение на территории России, обсуждаются его отличия от близких видов.

Ключевые слова: *Hypnum holmenii*, флора, Россия.

В последних бриофлористических сводках: «Список мхов территории бывшего СССР» (Игнатов, Афонина, 1992) и «Мхи Российской Арктики: список видов и библиография» (Афонина, Чернядзева, 1995) указывалось широкое распространение на севере России вида *Hypnum callichroum* Funck ex Brid., представителя рода *Hypnum*, секции *Hamulosa*. Этот вид отмечался для многих регионов Арктики, для европейского севера, Урала, Западной и Восточной Сибири, Дальнего Востока (от Чукотки до южного Приморья). При обработке северных коллекций часто возникали трудности с его определением. Растения, как правило, имели листья с закругленным основанием, при этом ушковая группа варьировала у разных листьев, взятых с одного стебля. У некоторых листьев она была небольшая из мелких толстостенных клеток, как у *H. plicatulum* (Lindb.) Jaeger, но одновременно имелись листья с довольно выраженными гиалиновыми клетками в ушковой группе, что характерно для *H. callichroum*. В том случае, если удавалось на листьях найти более или менее выраженную ушковую группу с гиалиновыми клетками, материал идентифицировался как *H. callichroum*.

В 1994 г. появилась работа с описанием нового вида *Hypnum holmenii* Ando из канадской Арктики и с ключом для определения видов секции *Hamulosa* (Ando, 1994). Согласно описанию, новый вид *H. holmenii* по некоторым признакам (форма основания листа и характер ушковой группы) занимает промежуточное положение между *H. callichroum* и *H. plicatulum*. Возникло предположение, что образцы с территории России, определенные ранее как *H. callichroum*, относятся к *H. holmenii*. Это послужило поводом для ревизии материала, ранее идентифицированного как *H. callichroum*, хранящегося в бриологическом гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE). Затем были изучены коллекции, присланные из других бриологических гербариев: Биолого-почвенного института ДВО РАН (VLA), Главного ботанического сада РАН (МНА), Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKO), Полярно-альпийского ботанического сада-института Кольского НЦ РАН (КРАБГ), Сибирского института физиологии и биохимии растений (IRK), сборы с п-ова Таймыр, хранящиеся в гербарии Эстонского музея истории природы (Таллин). В ходе изучения этих коллекций большинство образцов были переопределены как *H. holmenii*, некоторые были отнесены к *H. plicatulum*.

Среди дальневосточных материалов, хранящихся в LE, были обнаружены образцы, собранные Н. Прохоровым и О. Кузеновой в Амурской обл. на хребте Тукурингра в 1910 г., определенные В. Ф. Бротерусом как *H. callichroum*. При внимательном изуче-

нии было установлено, что они относятся к *H. saitoi* Ando. Этот редкий вид впервые приводился для бриофлоры СССР А. Л. Абрамовой и И. И. Абрамовым (1984) по сборам С. К. Гамбарян, также сделанным на хребте Тукуринтра в 1974 г. Долгое время это было единственное указание *H. saitoi* для территории России. В настоящее время вид обнаружен в юго-восточной части Якутии (Иванова, 1998) и, по устному сообщению М. С. Игнатова, он довольно обычен в Хабаровском крае на р. Бурее.

Кроме *H. callichroum* был критически пересмотрен материал по *H. plicatulum*. В результате проведенной ревизии всех гербарных материалов было установлено, что *H. holmenii* довольно широко распространен на севере России, в то время как *H. callichroum* имеет всего лишь единичные находки в Мурманской обл. и на юге Дальнего Востока. Тем самым оправдалось предположение Н. Ando (1994), что *H. holmenii* должен иметь широкое распространение в Сибири (как и на севере Северной Америки, где он является обычным и широко распространенным видом), а *H. callichroum* — редкий вид, распространенный преимущественно в Западной Европе. Таким образом, большинство прежних указаний *H. callichroum* в России следует считать ошибочными. Ниже приводится описание *H. holmenii*.

Hypnum holmenii Ando, 1994, *Nikobia*, 11, 4 : 365—369. *Typus*: Canada, Yukon, 67°34' N, 139°42' W; 253 m, July 2, 1977, D. H. Vitt, N 18577 (holo — ALTA, iso — HIRO).

Описание. Растения довольно мелкие по сравнению с другими видами рода, образуют желтовато-зеленые или желтовато-коричневые, блестящие, плотные или рыхлые дерновинки. Стебель восходящий, до 2.5 см дл., густо перисто-, иногда дважды перисто-ветвистый; ветви до 1 см дл. На поперечном срезе стебель овальный, с гиалодермисом и слабо дифференцированным центральным пучком. Псевдопарифиллии ланцетные, по краю неравномерно зубчатые. Стеблевые листья серповидно согнутые, широко яйцевидно-ланцетные, постепенно суженные в тонкий кончик, в основании закругленные, 1.4—1.6 мм дл. и 0.5—0.6 мм шир., нескладчатые или слегка складчатые; края плоские, наверху мелкопильчатые; жилка короткая и двойная; клетки середины листа линейные, извилистые, (50) 60—80 мкм дл. и 3—4 мкм шир., тонкостенные; клетки в основании короче, шире, толстостенные и пористые, иногда слегка желтовато окрашенные в месте прикрепления к стеблю; ушковая группа в углах основания листа отграничена и образована почти квадратными или прямоугольными неокрашенными клетками (9—20 мкм шир.), самые нижние из них — тонкостенные, гиалиновые, иногда немного сбегающие. Веточные листья несколько мельче и уже стеблевых, 1.2—1.4 мм дл. и 0.30—0.35 мм шир., удлинено-ланцетные, слабо закругленные в основании, ушковая группа клеток менее дифференцирована. Двудомный. Внутренние перихециальные листья прямые, удлинено-ланцетные, довольно резко суженные в слабо и неравномерно пильчатый кончик, складчатые; жилка неясная. Ножка 15—22 мм дл., светлая, красновато-коричневая. Коробочка наклоненная до горизонтальной, удлинено-цилиндрическая, согнутая, 1.5—1.8 мм дл., около 0.7 мм шир., желтовато-коричневая, сухая, слабо суженная ниже устья; клетки экзотеция квадратные до прямоугольных, довольно тонкостенные. Колечко одно- или двурядное. Крышечка коническая, с коротким кончиком. Перистом двойной, хорошо развит. Споры 12—15 мкм, слабо шероховатые (рис. 1).

H. holmenii наиболее близок к *H. callichroum* и *H. plicatulum*. Их различия проявляются в форме листа и характере ушковой группы клеток в основании листа. *H. callichroum* отличается от *H. holmenii* более крупными размерами, более разреженно облиственным и менее ветвистым стеблем, стеблевыми листьями более крупными ((1.2) 1.6—2.5 (2.8) мм дл., у *H. holmenii* — 1.4—1.6 (2) мм дл.), широко удлинено-ланцетными, постепенно длиннозаостренными. Форма листа у *H. holmenii* значительно варьирует, но преобладают широко яйцевидно-ланцетные листья, несколько резко сужающиеся в длинный кончик. Ушковая группа у *H. callichroum* более резко отграничена, образована крупными вздутыми клетками, а у *H. holmenii* ушковая группа небольшая, нерезко отграниченная и гиалиновые клетки в небольшом числе имеются в самом основании ушковой группы. У *H. plicatulum* стеблевые листья имеют

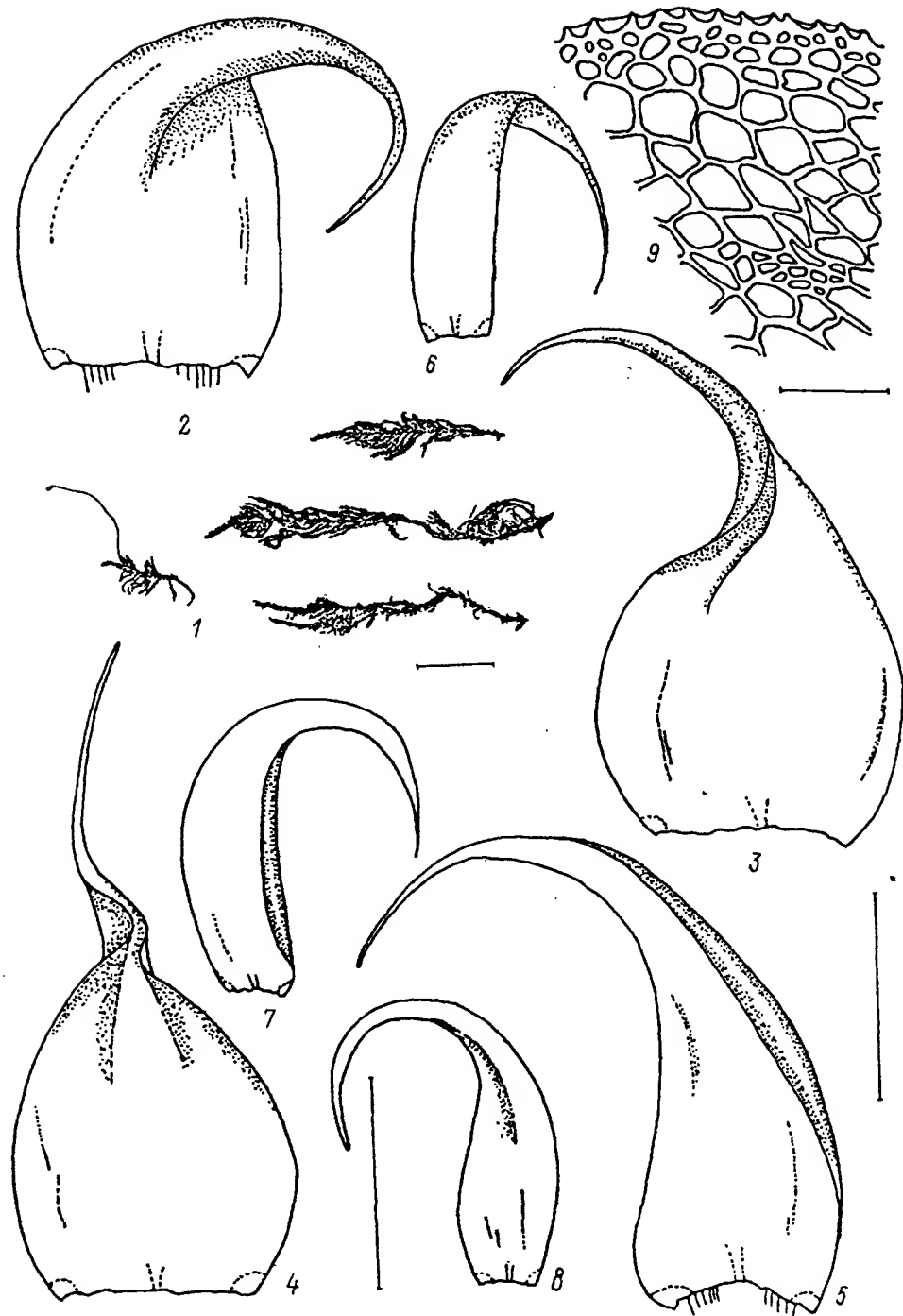


Рис. 1. *Hurnia holmenii*.

1 — общий вид растений; 2—5 — стеблевые листья; 6—8 — веточные листья; 9 — часть поперечного среза стебля;

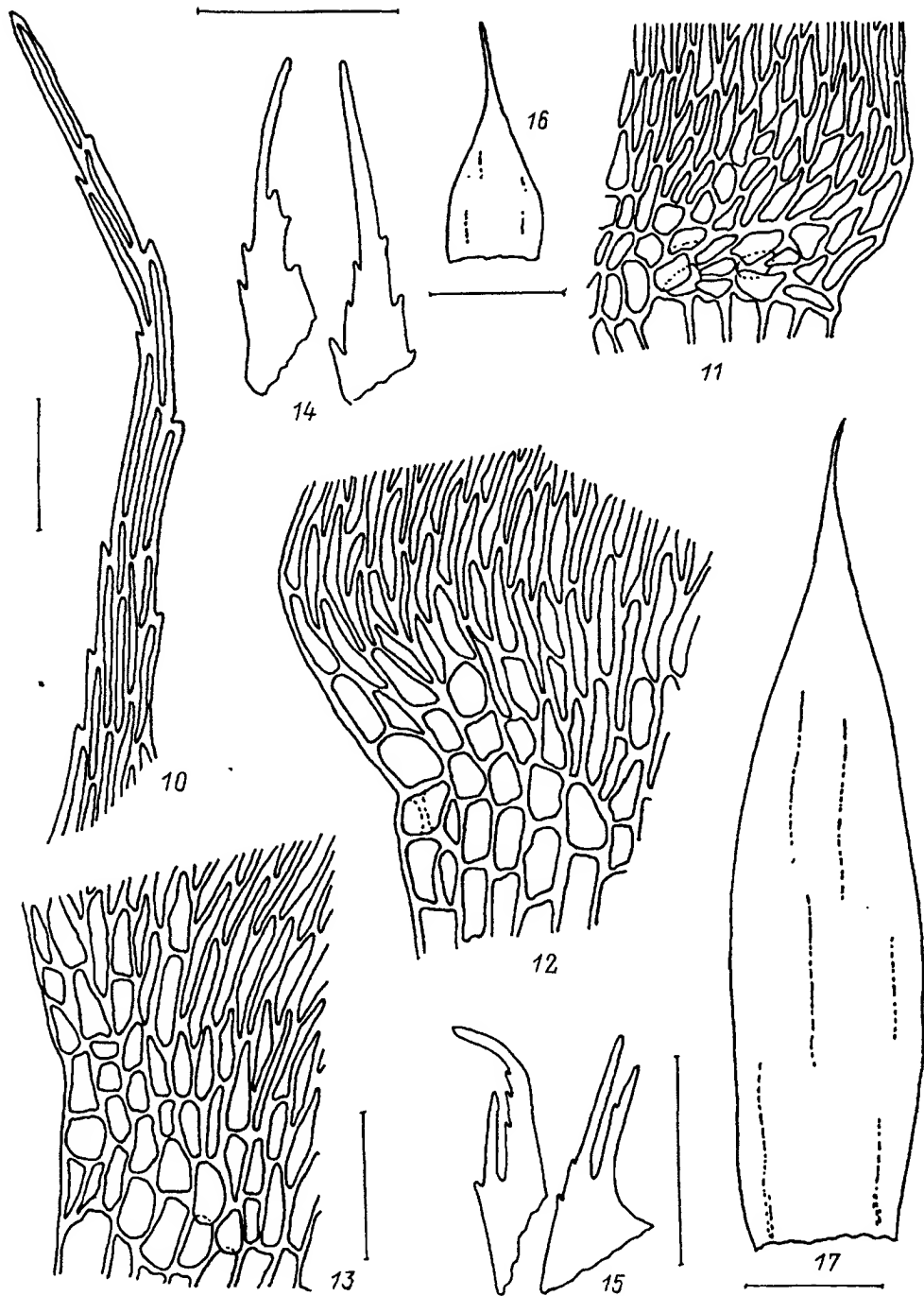


Рис. 1 (продолжение).

10 — верхушка стеблевого листа; 11—13 — клетки углов основания листа; 14, 15 — псевдопарафиллии; 16 — перихециальный лист при архегонии; 17 — перихециальный лист при основании ножки спорогона. Масштабная линейка: 1 — 1 см; 2—8, 14—17 — 0.5 мм; 9 — 0.01 мм; 10 — 0.1 мм; 11—13 — 0.05 мм.

характерное сердцевидное основание листа, с выраженной поджатой, закругленной ушковой группой, состоящей из мелких толстостенных клеток. На одном растении *H. plicatulum* форма стеблевых листьев может варьировать: не все листья имеют характерное поджатое основание, обычно есть листья с менее поджатым основанием и похожие на листья *H. holmenii*, но в отличие от *H. holmenii* гиалиновых клеток в ушковой группе у *H. plicatulum* нет.

Экология. Из 170 изученных образцов *H. holmenii* только около 110 имели достаточно информативные этикетки, которые позволили провести определенный анализ и заключить, что вид имеет довольно широкую экологическую амплитуду. Он растет на задернованных скалах, в трещинах, обрастает камни и заполняет пространства между ними на каменистых склонах и каменистых россыпях, участвует в образовании мохового покрова в каменистых и щебнистых тундрах (23 образца). Но наиболее часто *H. holmenii* был собран в различных вариантах умеренно влажных и сырых моховых тундр (61 образец). Вероятно, нехарактерными для вида являются сильно переувлажненные местообитания. Он редко растет на болотах, где приурочен к сухим кочкам или гниющей древесине (3 образца), и также редок по берегам ручьев и озер (3 образца). *H. holmenii* является довольно характерным видом мохового покрова кустарниковых зарослей: ольховников, ерников, ивняков и кедрового стланика (25 образцов). Особенно часто он отмечается в зарослях ольховников. Достаточно хорошо представлен в гербариях материал, собранный в лиственничниках и в лиственничных редколесьях. Эти сборы в основном сделаны в урочище Ары-Мас (Таймыр), в южной части Якутии и в Магаданской обл. (верховья р. Колымы). Имеются единичные сборы *H. holmenii* из березняков и чозениевой роши (3 образца).

H. holmenii обычно образует чистые, плотные или рыхлые дерновинки иногда с небольшой примесью таких видов, как *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe, *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr., *Brachythecium* sp., *Dicranum angustum* Lindb., *D. bergeri* Blandow, *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G., *Loeskygnum badium* (Hartm.) Paul, *Plagiothecium berggrenianum* Frisvoll, *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske, *Sphagnum* sp., *Tomentypnum nitens* (Hedw.) Loeske, а также растет в качестве примеси в смешанных дерновинках.

Анализ полученных данных показывает, что оптимальные условия для произрастания вида находятся в зоне южных тундр и полосе лиственничных редколесий. Из этих районов представлено больше всего образцов, и там в моховом покрове определенных растительных сообществ *H. holmenii* играет существенную роль и наиболее часто образует крупные чистые дерновинки.

Распространение. На основе ревизии гербарных коллекций приводим распространение *H. holmenii* в России (указаны географические пункты, в которых был собран вид) (рис. 2).

Север Европейской России.

Новая Земля: залив Кармакулы, Белушья губа.

Кольский п-ов: Терiberский р-н (*Lapponia tulomensis*, *L. murmanica*); Кандалакшские горы, оз. Среднее Лутовенское.

Архангельская обл.: Большеземельская тундра, Варанлей-Еней-Лая.

Республика Коми: Усть-Цилемский р-н, правый берег р. Ижма у д. Верховская; Троишко-Печорский р-н, р. Илыч у устья р. Ыджид-Ляга; Воркутинский р-н, Харбейские озера.

Полярный Урал. Верхнее течение р. Собь.

Западная Сибирь.

П-ов Ямал: центральная часть полуострова, среднее течение р. Сэбая; южная часть полуострова, оз. Юнто и окрестности оз. Нгранто.

Тазовский п-ов: западное побережье, устье р. Лайяха.

Гыданский п-ов: низовья р. Чуторьяха.

Восточная Сибирь.

Северная Земля: о-в Большевик.

О-в Русский в Карском море.

Нижнее течение р. Енисей: Толстый Нос.

П-ов Таймыр: мыс Челюскин; окрестности пос. Диксон; р. Убойная (западное побережье полуострова); верховья р. Пясины, окрестности пос. Кресты; среднее течение р. Новой, урочище Ары-Мас; пос. Талнах.

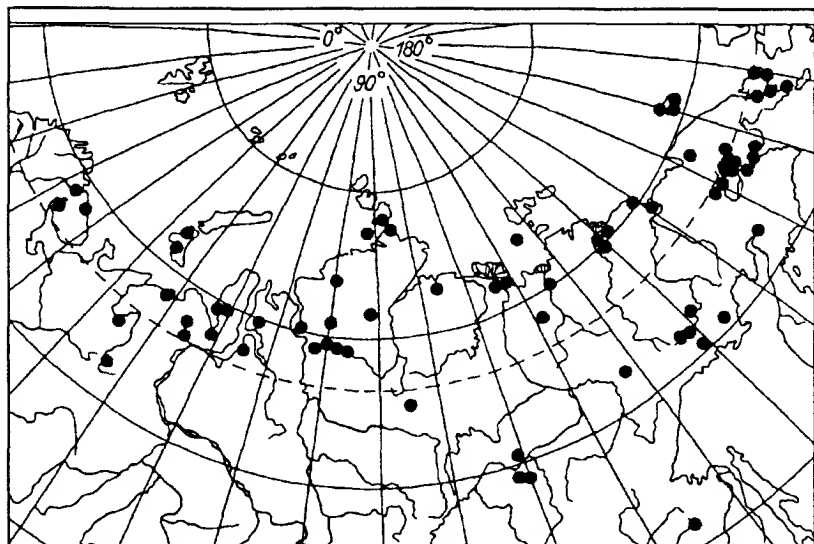


Рис. 2. Распространение *Hymenophyllum holmenii* в России.

Среднесибирское плоскогорье, плато Путорана: оз. Аян; оз. Капчук; оз. Лама.

Северная Якутия: Новосибирские о-ва, о-в Столбовой; Анабарский р-н, устье р. Средней (правый приток р. Анабар); низовья р. Лены, бухта Тикси и Кумах-Сурт; Усть-Янский р-н, окрестности пос. Усть-Куйга; нижнее течение р. Индигирки, пос. Астоюга; среднее течение р. Шандрин (приток Индигирки); хребет Улахан-Сис, р. Малая Эрча; нижнее течение р. Колымы, окрестности пос. Походск.

Южная Якутия: Сунтарский р-н, р. Вилуй, на 299 км ниже Улахан-Вовы; Олекминский р-н, правый берег р. Токко, в устье р. Чоруода; Олекминский р-н, бассейн р. Чара, близ пос. Бясь-Кюель; Олекминский р-н, бассейн р. Бирюк, местность Сизл-Ылаабит; Томпонский р-н, верховья р. Томпо.

Дальний Восток.

О-в Врангеля: р. Ледниковая (северо-западное побережье острова); коса Бруча; бухта Сомнительная.

Чукотский п-ов: пос. Инчоун; бухта Пуотен; гора Иони; среднее течение р. Гетлянен; о-в Аракам-чечен.

Континентальная Чукотка: среднее течение р. Паляваам.

Южная Чукотка: верховья р. Анадырь, р. Карвальянская; верховья р. Яблон (правый приток Анадыря); среднее течение р. Южный Пекулейвеем; среднее течение р. Энмываам (приток р. Белой); р. Бол. Осиновая, оз. Баранье; верховья р. Танюрер, р. Куйвиемкэй; верховья р. Танюрер, оз. Безымянное; нижнее течение р. Голубой (левый приток р. Танюрер); бассейн р. Канчалан, р. Ильмынейвеем; залив Онемен, мыс Американская Кошка; северный берег Анадырского лимана, окрестности пос. Шахтерский.

Северная Камчатка: р. Пенжина, пос. Каменский.

Южная часть Магаданской обл.: Тосканский р-н, устье р. Чубукалах (левый приток р. Колымы); Тенькинский р-н, стационар «Контакт»; Ольский р-н, среднее течение р. Чоломджа; северная часть Ольского плато, верховья рек Олы и Ямы; Хасынский р-н, берег Черного озера.

Хабаровский край: р. Буря, выше р. Нижний Ментгине.

За пределами России вид известен на севере Северной Америки, в Гренландии и Финляндии. Учитывая общий характер распространения и активную ценогенетическую роль вида в условиях зоны южных тундр и полосы лиственничных редколесий, *H. holmenii* следует отнести к группе гипоарктических видов с циркумполярным или почти циркумполярным распространением.

Искренне благодарим Л. В. Бардунова, Иркутск; О. А. Белкину, Кировск, Мурманская обл.; Л. С. Благодатских, Магадан; Г. В. Железнову, Сыктывкар; Е. И. Иванову, Якутск; М. С. Игнатову, Москва; Л. Р. Каннукене, Таллин; В. Я. Черданцеву, Владивосток; Т. П. Шубину, Сыктывкар за предоставленные для изучения материалы по роду *Hymenophyllum*.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 98-04-49828).

- Абрамова А. Л., Абрамов И. И. Новый вид рода *Hypnum* Hedw. для СССР // Новости сист. низш. раст. 1984. Т. 21. С. 192—197.
- Афоница О. М., Чернядьева И. В. Мхи Российской Арктики: Список видов и библиография // Arctoa. 1995. Т. 57. С. 99—142.
- Иванова Е. И. Листостебельные мхи Южной Якутии (Алдано-Учурское Междуречье): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1998. 17 с.
- Игнатов М. С., Афоница О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. № 1-2. С. 1—86.
- Ando H. A revision of *Hypnum aemulans* Limpr., with records of a new species, *H. holmenii* (Sect. *Hamulosa*) from northern North America, Greenland and Finland // Hikobia. 1994. Vol. 11. N 4. P. 363—370.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 30 X 1998

Университет Хиросима (Хиросимский университет)
Хиросима, Япония

SUMMARY

A revision of herbarium material shows that almost all records of *Hypnum callichroum* in Russia are erroneous. The findings of this species in Murmansk region and in the south of the Far East were only confirmed. Most specimens of *H. callichroum* were redetermined as *H. holmenii* which was described from the Arctic Canada recently. Morphological description of this species, its characteristics of ecological behavior and distribution in Russia are provided and its difference from related species are discussed.

УДК 581.331.2 : 582.475.4

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 3

© Г. В. Кузнецова

ЗАВИСИМОСТЬ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ПЫЛЬЦЫ *PINUS SIBIRICA* (PINACEAE) ОТ СРОКОВ ЕЕ ХРАНЕНИЯ

G. V. KUZNETSOVA. RELATION OF THE VIABILITY OF *PINUS SIBIRICA* (PINACEAE) POLLEN TO THE DURATIONS OF ITS STORAGE

Показаны результаты исследования зависимости жизнеспособности пыльцы кедровых сосен разного происхождения от срока ее хранения, исследована динамика жизнеспособности пыльцы в течение года.

Ключевые слова: жизнеспособность пыльцы, динамика прорастания пыльцы, климатип, *Pinus sibirica*, прививочная плантация.

Исследования ряда авторов (Истратова, 1961; Волосенко, Егорова, 1965; Copes, 1987; Сурсо, 1989) показывают, что жизнеспособность пыльцы хвойных меняется при хранении. О. Т. Истратовой (1961) установлено, что при хранении пыльцы *Picea sitchensis* Carr. и *Pinus strobus* L. в эксикаторе над хлористым кальцием, помещенном в холодильник при температуре 3—4 °С, жизнеспособность пыльцы сохраняется только в течение 6 мес; при дальнейшем ее хранении в тех же условиях жизнеспособность пыльцы резко снижается, и к концу года полностью теряется способность к прорастанию. А. Н. Волосенко и Н. В. Егорова (1965), исследуя прорастание пыльцы 10 видов сосны, выяснили, что пыльца сохраняет всхожесть при хранении ее в эксикаторе над хлористым кальцием при комнатной температуре до 3 лет. Эти же авторы отметили, что наибольший процент проросших пыльцевых зерен наблюдается в период созревания пыльников (май—июнь), затем он резко падает к осени

(август—сентябрь), снова повышается в октябре—декабре, в январе—марте опускается почти до нуля и снова возрастает в мае—июне следующего года. М. В. Сурсо (1989) отмечает снижение жизнеспособности пыльцы сосны в первые 30—40 сут после сбора. При оптимальных условиях хранения (температура 18 °С, относительная влажность 40 %) пыльца может сохранять жизнеспособность в течение 3 лет. Для более длительного сохранения ее жизнеспособности Сурсо (1989) предлагает криоконсервацию пыльцы. В исследованиях D. Copes (1987) пыльца *Pseudotsuga douglasii* (Lindl.) Carr., обработанная азотом (–196 °С), сохраняет высокую жизнеспособность в течение 1—2 лет.

Целью данной работы является проверка зависимости жизнеспособности пыльцы сосны сибирской от сроков хранения.

Материал и методика

Исследовали пыльцу *Pinus sibirica* Du Tour. Исследованные деревья (прививка *P. sibirica* на *P. sylvestris* L.) произрастают на прививочной плантации в Красноярской лесостепи и имеют разное географическое происхождение. Возраст прививок кедра 22—23 года. Образцы пыльцы взяты с прививок 7 климатипов кедра. В многолетнем цикле жизнеспособность пыльцы изучали у деревьев из 4 мест произрастания: Красноярский край — Бириллюский лесхоз (57° с. ш., 91°10' в. д.), Ермаковский лесхоз (52°08' с. ш., 92°03' в. д.); Тюменская обл., Сургутский лесхоз (63°08' с. ш., 71°07' в. д.); Восточно-Казахстанская обл., Лениногорский лесхоз (50°22' с. ш., 83°34' в. д.). Динамику прорастания пыльцы в течение года изучали у следующих образцов *P. sibirica*: Красноярский край, Козульский лесхоз (56°38' с. ш., 91°30' в. д.); Иркутская обл., Черемховский лесхоз (50°22' с. ш., 102°25' в. д.), а также у *P. cembra* L.: Карпатская лесная опытная станция (ЛОС) (48°03' с. ш., 24°10' в. д.).

Брали пыльцу с 1 дерева из каждого места происхождения. Образец пыльцы с одной особи кедра представляет собой смесь пыльцы из 20—30 мужских шишек с одного дерева. Пыльцу после сбора просушивали, просеивали и убирали в эксикатор над хлористым кальцием. Эксикатор с пыльцой помещали в холодильник с температурой 8 °С. Пыльцу хранили в эксикаторе 1, 2, 3, 4 и 5 лет. Для изучения жизнеспособности пыльцы в зависимости от срока хранения пыльцу каждого образца прорашивали 1 раз в год в период созревания пыльников, в июне месяце каждого года (1986—1990 гг.), а для исследования динамики способности пыльцы к прорастанию — с июля 1989 г. по декабрь 1990 г. Пыльцу прорашивали в 15%-ном растворе сахарозы во влажной стерильной чашке Петри при постоянной температуре +26 °С в термостате. Проросшую пыльцу считали в 5 полях зрения микроскопа (от 200 до 250 пыльцевых зерен) при увеличении в 210 раз. Жизнеспособность пыльцы определяли по длине пыльцевых трубок: жизнеспособными считали пыльцевые зерна, у которых длина пыльцевой трубки была больше длины тела пыльцевого зерна в 1.5—2.0 раза.

Результаты и обсуждение

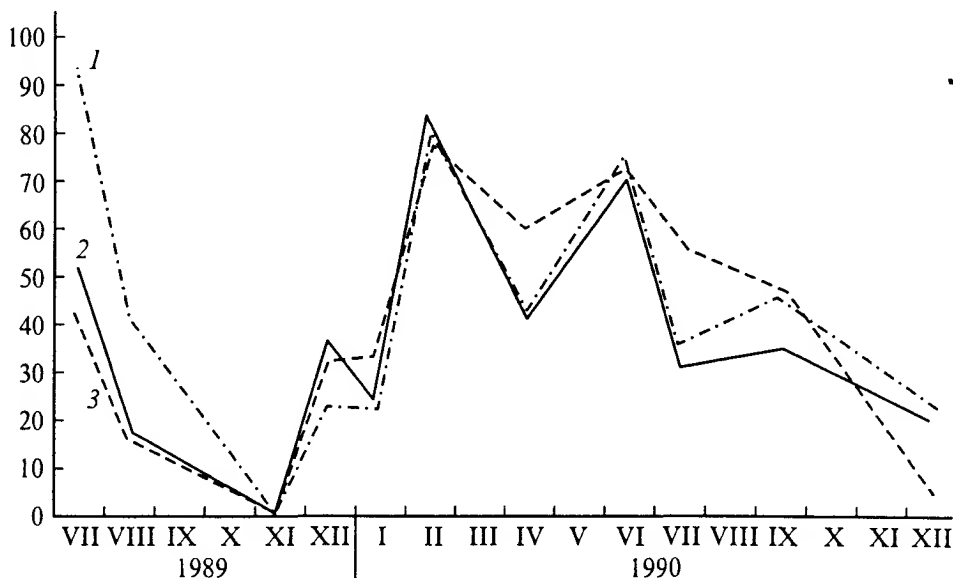
Полученные результаты (см. таблицу) показывают характерный ритм жизнеспособности пыльцевых зерен для каждого климатипа и снижение жизнеспособности в зависимости от срока хранения. После 1 года хранения пыльца может сохранять высокую жизнеспособность — до 87.7 % (Тюменская обл., Сургутский лесхоз); затем она снижается: после 2 лет — до 51.9 % (Красноярский край, Ермаковский лесхоз), после 3 лет — до 29 % (Восточно-Казахстанская обл., Лениногорский лесхоз). Таким образом, хранение пыльцы *P. sibirica* в течение 5 лет показало высокую жизнеспособность пыльцы после 1 года и способность к прорастанию после 2 и 3 лет

Происхождение (регион, лесхоз)	Год сбора	Время выращивания (год, месяц)							Срок хране- ния, лет
		1985 VI	1986 VI	1987			1989 VI	1990 VI	
				VI	VII	VIII			
Красноярский край									
Бириллюский	1986	60	79	84.9	52.7	8.1	—	0	1, 2, 4
Ермаковский	1985		—	51.9	34.8	5.9	0	0	2, 4, 5
Тюменская обл.									
Сургутский	1986		84	87.7	37.9	40	—	7.1	1, 4
Восточно-Казахстанская обл.									
Лениногорский	1986		92	85.4	21.6	7.2	29.0	—	1, 3

Примечание. Прочерк — измерения не проводились.

хранения. М. И. Докучаева (1966) также отмечает, что пыльца прививок сибирского и корейского кедров в Подмоскowie сохраняет жизнеспособность до 2 лет. После 5 лет хранения в наших исследованиях пыльца *P. sibirica* не способна к прорастанию.

При исследовании динамики способности прорастания пыльцы *P. sibirica* в течение 1 года выявлено, что жизнеспособность всех 3 образцов снижается уже через 30 сут с момента сбора (см. рисунок). В августе жизнеспособность пыльцы составляла 16.4 % у *P. cembra*, 17.4 % у *P. sibirica* из Иркутской обл. и 40 % у *P. sibirica* из Красноярского края. К ноябрю жизнеспособность всех 3 образцов снизилась до нуля, затем наблюдалось повышение способности пыльцы к прорастанию с пиком в феврале (у *P. sibirica* из Красноярского края — до 84.8 %, из Иркутской обл. — до 93.7 %, у *P. cembra* — до 80 %), понижением в весенний период (март, апрель) (до 40.7 % у *P. sibirica* и 60.9 % у *P. cembra*). В июне 1990 г. в период опыления наблюдался второй максимум жизнеспособности пыль-



Динамика жизнеспособности пыльцы *Pinus sibirica* (1, 2) и *P. cembra* (3) в течение года.

Места происхождения испытываемых деревьев: 1 — Красноярский край, Козульский лесхоз; 2 — Иркутская обл., Черемховский лесхоз; 3 — Карпатская ЛОС. По оси ординат — жизнеспособность пыльцы, %; по оси абсцисс — год, календарные месяцы.

цы (у *P. sibirica* — 72.3—76.9 %, у *P. cembra* — 75 %). В осенний период жизнеспособность исследуемой пыльцы постепенно понижалась и к ноябрю опускалась до 7.7 % у *P. cembra* и 21.1 % у *P. sibirica* (см. рисунок). Нужно отметить, что если для прорастания свежесобранной пыльцы требуется 2—3 сут, то в осенне-зимний период — не менее 5—7 сут.

Результаты исследований динамики способности пыльцы к прорастанию в течение 1 года показали, что жизнеспособность пыльцы после сбора постепенно понижается и через 120 дней опускается до нуля. Аналогичные данные о жизнеспособности хранившейся пыльцы получены и при изучении пыльцы *P. sylvestris*, *P. montana* Mill. и *P. banksiana* Lamb (Dengler, Skamoni, 1939 — цит. по: Николаева, 1974); *Picea sitchensis* и *Pinus strobus* (Истратова, 1961). А. Н. Николаевой (1974) установлено, что при длительном хранении пыльцы *P. sibirica* (при 5—7 °C) ее жизнеспособность у большинства особей снижается, имея на графике вид затухающей синусоиды.

Известно, что свежесобранная пыльца характеризуется высоким содержанием жизненно необходимых компонентов: крахмала, аминокислот и умеренным — фитогормонов (Третьякова, 1990). Поэтому можно предположить, что в осенний период действие активных жизненно необходимых веществ изменяется, пыльца подвержена внутренним биоритмам и вступает на какое-то время в состояние покоя, характерное для семян. После определенного времени (в наших исследованиях — к декабрю) идет активация жизненно необходимых компонентов, чем и вызваны пики подъема жизнеспособности в зимне-весенний и летний периоды.

Заключение

Нормой для обеспечения удовлетворительного урожая семян у *P. sibirica* является плотность пыльцы 200—300 пыльцевых зерен/мм² (Некрасова, 1983). В годы недостаточного пыления или полного отсутствия пыльцы на семенных плантациях кедра снижается выход полнозерных семян. Недоопыление снижает урожай семян очень существенно, особенно это касается естественных семенных участков *P. sibirica*. Применяемое в последние годы массовое доопыление на плантациях *P. sibirica* может увеличить урожай шишек в 3 раза в зависимости от количества и качества применяемой пыльцы (Некрасова, 1983). Массовое доопыление перспективно для молодых семенных участков и плантаций, где еще недостает собственной пыльцы. Для доопыления обычно используется пыльца, собранная ранее. Поэтому для осуществления искусственного опыления важно знать качество вводимой пыльцы, хранившейся в течение определенного срока до наступления благоприятного момента для оплодотворения.

Как показали наши исследования, при хранении пыльцы кедровых сосен в эксикаторе над хлористым кальцием при температуре 8 °C в течение 1 года и 5 лет жизнеспособность пыльцы сохраняется высокой только после 1 года хранения. Такую пыльцу можно использовать в работах по гибридизации и доопылению молодых деревьев на семенных плантациях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Волосенко А. Н., Егорова Н. В. О сохранении жизнеспособности пыльцы некоторых видов сосен // Бюл. ГБС. 1965. Вып. 58. С. 89—92.
- Докучаева М. И. Вегетативное размножение хвойных пород: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Красноярск, 1966. 22 с.
- Истратова О. Т. О хранении пыльцы некоторых хвойных пород и ее прорастании // Бюл. ГБС. 1961. Вып. 43. С. 53—56.
- Некрасова Т. П. Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири. Новосибирск, 1983. 169 с.
- Николаева А. Н. Изменчивость пыльцы кедра сибирского // Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск, 1974. С. 120—132.
- Сурсо М. В. Эмбриологические процессы у сосны обыкновенной при использовании пыльцы после различных режимов хранения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 19 с.

Третьякова И. Н. Эмбриология хвойных. Физиологические аспекты. Новосибирск, 1990. 155 с.

Copes D. L. Long-term storage of Douglas-fir pollens // Forest Sci. 1987. Vol. 33. N 3. P. 244—246.

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
Красноярск

Получено 4 XI 1998

SUMMARY

It is established that if *Pinus sibirica* pollen is kept in dessicator (at 8 °C), its viability remains high only for one year. Pollen viability is at its minimum in autumn, then it increases.

УДК 581.46 : 582.542.1 : 575.2

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 3

© Т. С. Николаевская

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СОЦВЕТИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ *FESTUCA PRATENSIS* (POACEAE)

T. S. NIKOLAEVSKAYA. VARIABILITY OF INFLORESCENCE MORPHOLOGICAL PATTERNS
IN *FESTUCA PRATENSIS* (POACEAE) POPULATIONS

Обсуждаются уровни изменчивости 2 морфологических характеристик соцветия (длины и формы метелки) и генетического разнообразия этих признаков в естественных и экспериментальных мутантных популяциях *Festuca pratensis*. Показан высокий уровень генетического разнообразия формы соцветия. Полиморфизм популяций по длине соцветий выражен с меньшей четкостью. Значимых корреляций между длиной и формой соцветий не обнаружено. По величине варьирования этих морфологических признаков естественные и мутантные популяции *F. pratensis* характеризуются как полиморфные, что является отражением значительной фенотипической пластичности вида и связано с внешними и внутренними (генотипическими) условиями.

Ключевые слова: соцветие, *Festuca pratensis*, изменчивость признаков.

В последние годы возрос интерес морфологов к изучению структурной организации соцветий. Так, рассматривается современное положение соцветий в теоретической морфологии (Kuznetsova, 1988; Кузнецова, 1991a), исследуются новые подходы к разработке типологии соцветий, вытекающие из известной концепции синфлоресценций W. Troll (1963) (Кузнецова, 1985, 1991b; Rutishäuser, 1987; Schroeder, 1987). Обсуждаются также эволюционные аспекты и тенденции соцветий, таксономическая значимость признаков структуры соцветий (Sell, 1976; Weberling, 1983; Кондорская, 1991). При этом подчеркивается необходимость направленного изучения многообразия форм соцветий, особенно у злаков (Vegetty, 1987; Vegetty, Pensiero, 1990), поскольку существует несколько подходов к определению морфологического типа соцветия фестукоидных злаков, как например своеобразная точка зрения К. Gram (1961), рассматривавшего его форму не как метелку, а как опахало.

Наиболее общее морфологическое определение соцветия злаков — это метелка с парциальными соцветиями ботриоидного типа и ослабляющимся от основания к верхушке ветвлением (Eichler, 1875). Различают по форме до 12 ее типов: веретеновидную, цилиндрическую, яйцевидную, округлую и т. д., а по размерам — длинную и короткую (Федоров, Артюшенко, 1979). Классические характеристики размера и формы соцветий подобного типа базируются в основном на анализе характера ветвления метелки и его редукции в системе боковых осей, расположения колосков и цветков при сравнении различных систематических групп растений. Однако исследования изменчивости популяций растений с использованием статистических методов показывают, что злаки отличаются значительной вариабельностью как

вегетативных (Ермакова, 1984; Калинина, Лайдинен, 1987; Dubé, Morisset, 1987), так и генеративных (Horánszky, 1960; Fischer et al., 1974; Horánszky et al., 1980) органов. Последние обладают, однако, меньшей изменчивостью, поскольку характеризуются значительной долей генотипической компоненты (Hauska, 1969; Титов и др., 1975; Стоева, 1979; Николаевская, Олимпиаенко, 1980). Высокая фенотипическая пластичность злаков (Sultan, 1987; Taylor, Aarssen, 1988; Batygina, 1990; Rise, Mack-Richard, 1991) обуславливает и довольно широкие внутривидовые и внутривидовые колебания значения того или иного признака соцветия, что позволяет характеризовать виды и популяции этих растений с точки зрения как уровня их полиморфизма, так и разделения систематических видов, групп и рас (Chányi-Kovács, Horánszky, 1973; Oláh, 1981).

У *Festuca pratensis* Huds. еще недостаточно, на наш взгляд, исследованы внутривидовая вариабельность и межпопуляционная изменчивость структуры соцветия. Необходимость изучения его морфологии не вызывает сомнений, поскольку благодаря особенностям структурной организации соцветия во многом обеспечивается как максимальный генетический вклад в последующие поколения, так и успех плодоношения (Fanous et al., 1971; Wyatt, 1982).

Цель работы — оценка уровня изменчивости 2 морфологических характеристик соцветия (длины и формы метелки) *F. pratensis* и величины генетического разнообразия этих признаков в естественных и экспериментальных мутантных популяциях.

Материал и методика

Изучены 3 естественные популяции-изоляты с островов Онежского озера (острова Климцецкий, Кизи и Палеостров), а также 7 мутантных экспериментальных популяций, полученных после обработки семян химическими (этилметансульфонат — ЭМС, этиленмин — ЭИ, азид натрия — NaN_3) мутагенами по отдельности и в комбинации с γ -облучением и культивируемых в течение ряда поколений (M_1 — M_4) на агробиологической станции Института биологии Карельского научного центра РАН. Анализировали соцветия, фиксированные в период цветения (70%-ный спирт), и сухие, собранные при созревании зерновки. Выборка для каждой популяции составляла от 20 до 60 метелок. Измеряли длину соцветия, длину и количество всех осей 2-го порядка, расстояния между узлами соцветия. Обработка материалов включала обычную статистику (Зайцев, 1984) и параметры популяционной изменчивости (Животовский, 1979).

Результаты и обсуждение

Соцветие *F. pratensis*, по A. Eichler (1875) — это сильно разветвленная метелка пирамидальной формы (см. рисунок). Она состоит из главной оси (продолжение генеративного побега), от которой влево и вправо поочередно отходят оси 2-го порядка, разветвляющиеся до 3—4-го порядков. Длина осей и расстояния между ними уменьшаются в акропетальной последовательности (Chányi-Kovács, Horánszky, 1973). Число осей 2-го порядка колеблется, как правило, от 11 до 14.

В наших исследованиях у естественных и экспериментальных популяций *F. pratensis* выявился некоторый полиморфизм в отношении данного признака. Известно, что у классической пирамидальной метелки каждая следующая ось 2-го порядка меньше предыдущей, и так на протяжении всей главной оси. Однако в изученных нами популяциях встречались соцветия, конфигурация которых отличалась от пирамидальной, поскольку соотношение длины 2 нижних осей 2-го порядка было иным. У одних соцветий первая веточка оказывалась короче второй и метелки по форме представлялись ромбовидными; у других — обе оси 2-го порядка были равны и метелки выглядели яйцевидными (см. рисунок).

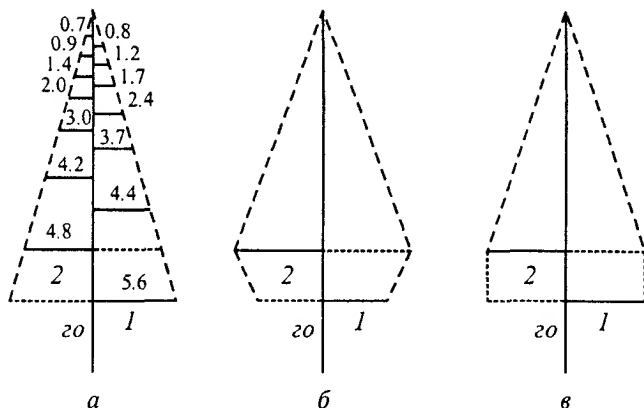


Схема различных модификаций пирамидального соцветия *Festuca pratensis*.

Соцветия: а — типичное пирамидальное, б — ромбовидное, в — яйцевидное. го — главная ось; 1 и 2 — оси 2-го порядка в соцветии; сплошная линия — реальные оси; пунктирная линия — воображаемые оси и контуры соцветия; цифры над осью 2-го порядка — длина оси, см.

Анализ структуры естественных островных популяций показал, что в каждой из них присутствуют все 3 формы соцветия (табл. 1). Яйцевидные соцветия встречаются в меньшем числе и почти с одинаковой частотой во всех 3 популяциях. Различия по частоте пирамидальных и ромбовидных метелок между популяциями также недостоверны. В пределах же отдельных популяций частоты 3 форм соцветия различаются с высоким уровнем достоверности, однако группа растений с о-ва Палеостров выделяется среди других тем, что пирамидальные и ромбовидные метелки присутствуют в ней в равной мере, тогда как в кижской и климешкой группах ромбовидные преобладают. В целом по этому признаку естественные популяции имеют высокий уровень полиморфизма и близкие коэффициенты генетического разнообразия. Показатели генетического сходства популяций также довольно близки (табл. 1), что свидетельствует об их родстве и малом различии экологических условий, в которых они формировались.

Похожие закономерности обнаруживаются и в отношении длины соцветия. Палеостровская популяция, практически не отличаясь от других по средней длине соцветия, все же выделяется меньшим уровнем внутрипопуляционного варьирования его длины (дисперсия признака наименьшая). Отсутствие корреляций между длиной и структурой соцветий позволяет предположить, что оба признака в естественных популяциях формируются независимо.

В экспериментальных мутантных линиях внутрипопуляционное варьирование морфологических показателей соцветия было оценено на протяжении 4 поколений. Популяции, растения которых подвергались давлению естественного и искусственного отбора в течение этого периода, характеризуются высоким уровнем генетического разнообразия и довольно большим сходством между собой.

Значения признаков колеблются по-разному. Длина соцветия, например, варьирует заметно только в первом поколении (от 14.4 ± 0.33 до 17.7 ± 0.45 см). В последующих генерациях (M_2 — M_4) величина признака возрастает до 19.1 ± 0.83 и 21.2 ± 0.17 см, но мутантные популяции в этом случае практически не различаются ни между собой, ни с контролем, достигая, видимо, определенного гомеостаза. Однако дисперсия этого признака сильно меняется, повышаясь у всех популяций от 3.34—8.12 в первом поколении до 8.03—19.53 во втором и снижаясь до 3.88—9.58 у растений третьего и четвертого поколений. Исключение составляет γ -популяция, в которой идет постепенное уменьшение дисперсии от M_1 к M_4 поколению.

По форме соцветия популяционное варьирование прослеживается во всех генерациях (табл. 2). В структуре экспериментальных линий, как и у естественных популяций, меньшую долю составляют яйцевидные метелки, а большую — пирамидальные

ТАБЛИЦА 1

Варьирование формы и длины соцветий в естественных популяциях
Festuca pratensis островов Онежского озера

Морфологические признаки	Популяция		
	1	2	3
	Величина признака (частота в долях)		
Форма соцветия:			
яйцевидная	0.150	0.167	0.087
ромбовидная	0.600	0.533	0.435
пирамидальная	0.250	0.300	0.478
Коэффициент генетического разнообразия по типам соцветия, $m \pm S(m)$	2.76 ± 0.53	2.84 ± 0.31	2.71 ± 0.34
Длина соцветия, см ($\bar{x} \pm S\bar{x}$)	17.98 ± 2.32	18.02 ± 1.74	18.75 ± 1.91
Дисперсия (σ^2)	9.55	10.55	5.98
Коэффициент корреляции рангов между длиной и формой соцветия	0.088	-0.006	-0.076
Величина выборки (N)	20	60	46

Сравнение долей форм соцветий в популяциях *Festuca pratensis* (по Фишеру)

Форма соцветия	Популяции 1—3 (F экспериментальное)		
	1 и 2	1 и 3	2 и 3
Яйцевидная	0.03	0.54	1.54
Ромбовидная	0.27	1.53	1.00
Пирамидальная	0.19	3.21	3.52
F (табличное)	3.96	4.00	3.94
Соотношение форм соцветий (F экспериментальное)	Популяция		
	1	2	3
Яйцевидная / ромбовидная	9.54	18.96	16.29
Яйцевидная / пирамидальная	0.63	3.02	19.81
Пирамидальная / ромбовидная	5.26	6.84	0.17
F (табличное)	4.08	3.92	3.95
Популяции	1 и 2	1 и 3	2 и 3
Показатель сходства популяций $r \pm S(r)$	0.998	0.971	0.981
Критерий идентичности (I экспериментальное)	0.28	3.26	4.01
(I табличное)	5.991 при $W_1 = 0.05$		

Примечание. Популяции: 1 — климечская, 2 — кижская, 3 — палеостровская.

и ромбовидные. В зависимости от характера изменения частоты варьирования каждого из типов соцветия от поколения к поколению популяции можно разделить на 2 группы. К первой, где варьируют только 2 типа (ромбовидные и пирамидальные), относятся следующие популяции: контрольная, $\gamma + \text{ЭМС}$, $\gamma + \text{ЭИ}$, ЭИ и NaN_3 . К другой, где меняется частота всех 3 типов соцветий, относятся остальные. Группы различаются и по влиянию почвенных условий на характер варьирования формы соцветий: для второй группы оно существенно, для первой — нет.

При смене поколений и почвенных условий обнаруживается, что в каждой популяции может превалировать одна, реже две формы соцветия (табл. 3). Так,

ТАБЛИЦА 2

Варьирование формы соцветий в экспериментальных популяциях *Festuca pratensis*

Экспериментальная популяция	Форма соцветия	Генерация			
		М ₁	М ₂	М ₃	М ₄
		частота, %			
Контроль	Я	20	17.8	13.3	23.3
	Р	53.3	34.4	30.0	55.6
	П	26.7	47.8	56.7	21.1
γ-облучение	Я	10	23.3	20.0	20
	Р	53.3	38.9	20.0	55.5
	П	36.7	37.8	60.0	24.5
γ + ЭМС	Я	16.7	16.7	20.0	20
	Р	40	33.3	26.7	47.8
	П	43.3	50.0	53.3	32.2
ЭМС	Я	20	18.9	33.3	25.6
	Р	36.7	35.6	33.3	43.3
	П	43.3	45.5	33.3	31.1
γ + ЭИ	Я	16.7	17.8	13.3	21.1
	Р	30	41.1	23.3	42.2
	П	53.3	41.1	63.3	36.7
ЭИ	Я	26.7	28.9	20.0	20.0
	Р	46.6	36.7	30.0	47.8
	П	26.7	34.4	50.0	32.2
γ + NaN ₃	Я	33.3	20.0	40.0	25.6
	Р	46.7	30.0	25.0	41.1
	П	20	50.0	35.0	33.3
NaN ₃	Я	16.7	12.2	20.0	22.2
	Р	26.7	44.4	16.7	43.3
	П	56.6	43.3	30.0	34.4
Коэффициент популяционного сходства ($R \pm S_R$)		0.96 ± 0.02	0.97 ± 0.09	0.73 ± 0.06	0.97 ± 0.01

Примечание. Форма соцветия: Я — яйцевидная, Р — ромбовидная, П — пирамидальная.

ТАБЛИЦА 3

Преобладающие типы соцветий в экспериментальных линиях *Festuca pratensis*

Мутантные линии	Поколение и уровень почвенного питания									
	М ₁	М ₂			М ₃			М ₄		
		изб.	опт.	деф.	изб.	опт.	деф.	изб.	опт.	деф.
Контроль	Р	П	П	П	П	П/Р	П	Р	Р	Р
γ-облучение	Р	П	Р	Р	П	П/Р	П	Р	Р	Р
γ + ЭМС	П	П	П	П	П	П	П	Р	Р	Р
ЭМС	П	П	П	Р	Я	Р	Р	Р	Р	Р
γ + ЭИ	П	Р	П	Р	П	П	П	Р	Р	П/Р
ЭИ	Р	П/Р	П	Р	П/Р	Р	П	П/Р	Р	Р
γ + NaN ₃	Р	П	П	Р	Я	П/Я	—	Р	П	П
NaN ₃	П	П	П	Р	П	П/Р	—	Р	Р	П/Р

Примечание. Форма соцветия: Я — яйцевидная, Р — ромбовидная и П — пирамидальная. П/Р и П/Я — два типа соцветий присутствуют с одинаковой частотой. Уровень почвенного питания: изб. — избыточный, опт. — оптимальный, деф. — дефицитный.

ТАБЛИЦА 4

Частота морфологических дефектов соцветия в естественных популяциях *Festuca pratensis*, %

Морфологический дефект	Популяции			
	климещкая	кижская	палеостровская	экспериментальные
Срастание цветков	0.32	—	—	—
Израстание брактее	—	5.0	4.35	7.7
Редукция осей соцветия	15.0	1.67	—	19.2
Редукция колосков	10.67	3.96	6.8	—
Извилистость оси соцветия	20.0	11.67	10.86	50.0
Усыхание верхушки соцветия	5.0	—	—	46.2
Сближение осей 2-го порядка	—	—	—	46.1
Размещение осей 2-го порядка на одной стороне	—	—	—	69.2

пирамидальные соцветия преобладали в течение первых 3 поколений у большинства популяций, а в M_4 , напротив, с наибольшей частотой встречались ромбовидные метелки, что, вероятнее всего, связано с накоплением генетического груза. Однако у ряда мутантных популяций пирамидальные соцветия в M_4 преобладали ($\gamma + NaN_3$ -линия) или оба типа встречались в равных пропорциях ($\gamma + ЭИ$ -, $ЭИ$ - и NaN_3 -линии). Тем не менее различия между отдельными типами соцветий внутри каждого варианта не всегда существенны и количество достоверных случаев различий составляет лишь 30 %. Менее всего значимых различий обнаружилось в популяциях, сформированных в основном после действия химических мутагенов ($ЭМС$, $ЭИ$, азида натрия) и $\gamma + NaN_3$. Генетическое же сходство мутантных популяций, судя по величине коэффициента, так же велико, как и у естественных (табл. 2). Изменение популяционного полиморфизма по форме соцветия связано с характером мутагенов и уровнем почвенного питания. У контрольных растений и популяций, сложившихся после γ -облучения и комбинированной обработки, в M_3 и M_4 уровень полиморфизма снижался чаще, чем у других популяций. Высокий уровень полиморфизма по форме соцветия поддерживался при избыточном и дефицитном уровнях почвенного питания, а также в популяциях, сформированных при химическом мутагенезе. Особенно высокие значения уровня генетического разнообразия, рассчитанные по методике Л. А. Животовского (1983), оказались у $ЭМС$ - и $\gamma + NaN_3$ -популяций (2.91 ± 0.5 и 2.92 ± 0.14), а меньшие (от 2.76 ± 0.21 до 2.85 ± 0.19) — у всех остальных.

Обсуждая результаты, необходимо отметить, что в соцветиях наиболее изменчивыми структурами являются число паракладиев и порядков их ветвления, которые могут варьировать в зависимости от условий произрастания растений (Troll, 1963; Кузнецова, 1998). Но, как видно из нашего исследования, модификационные изменения затрагивают не только количественные, но и мерные характеристики элементов соцветия. Идентифицированные по соотношению размеров 1-й и 2-й осей разнообразные формы соцветий, присутствующие в популяциях *F. pratensis*, могут рассматриваться с морфологических позиций как результат нарушений в развитии и росте структурных элементов главной оси и осей 2-го порядка, возникающих в период формирования метелки. Показано, например, что в процессе морфогенеза соцветия *F. pratensis* одной из особенностей развития осей 2-го порядка является неравномерность их роста (Barnard, 1964; Кириллова, 1977, 1987). Известно также, что органогенный потенциал меристем связан как с продолжительностью их жизни, так и типом формируемого соцветия (Седова, 1989). Вследствие акропетального характера развития соцветия нижние боковые оси метелки *F. pratensis* закладываются и дифференцируются в последнюю очередь, когда заканчивается деятельность меристем, так как соцветие — структура с ограниченным ростом (Синнот, 1963). Это также может привести к появлению морфологических отклонений в структуре соцветия,

довольно часто наблюдающихся у других злаков (Николаевская, 1974; Vegetty, 1987). В период дифференциации соцветия растения особенно уязвимы для внешних воздействий, влияющих на частоту появления морфозов (Butzin, 1979; Батыгин, 1980). Так, у растений естественных и экспериментальных популяций *F. pratensis* нами обнаружены и некоторые другие структурные дефекты соцветия (табл. 4). Чаще всего и в большем количестве они наблюдаются в основании метелки, а именно в зоне двух нижних осей 2-го порядка. Здесь встречаются израстающие брактей, а также многочисленные и разнообразные редукции осей разных порядков, колосков и цветков. Для апикальной части метелки характерны дефекты другого типа: извилистость главной оси соцветия и усыхание ее верхушки (табл. 4). В естественных популяциях частота морфологических нарушений довольно высока, меньшим количеством и меньшей их частотой отличается лишь палеостровская. Экспериментальные популяции, напротив, характеризуются более широким спектром и высокой частотой дефектов соцветия, поскольку сказывается и специфическое влияние мутагенов. Преимущество ромбовидных соцветий, т. е. метелок со структурным дефектом, возникшим в ходе морфогенеза, относится, скорее всего, к группам растений, испытывающих более сильный стресс: антропогенное влияние, нарушение систем самонесовместимости при мутагенезе, неблагоприятные экологические условия. Этот факт подтверждает значительную фенотипическую пластичность вида (Ермакова, 1989). Варьирование структуры соцветия у *F. pratensis* представляется адаптивным свойством вида. Как показано в работе R. Wyatt (1982), генетический план, определяющий строение соцветия, не является абсолютно жестоким и отражает некий диапазон ответных реакций на внешние воздействия. Причем реакции эти чаще всего рассматриваются как приспособительные, позволяющие обеспечить успешное воспроизводство особи и, следовательно, высокую степень надежности сохранения вида, что особенно важно для исследуемого вида, находящегося на границе своего ареала (Синская, 1948). Эти адаптивные реакции провоцируются, возможно, целым комплексом экологических факторов, таких как географический (широтный) (Федоренко, Олипиенко, 1998), температурный режим (Bean, 1970; Niemelainen, 1991), неравные условия переопыления, которые влияют на процессы морфогенеза, а также антропогенное влияние. Более южные климатическая и кижская популяции, например, испытывают сильное антропогенное воздействие (скашивание, вытаптывание), но имеют большие возможности переопыления (подсев сортовых семян) в отличие от северной палеостровской, где сильно ограничена панмиксия вследствие популяционной изоляции. У экспериментальных же популяций определяющим в изменчивости является мутагенный фактор. Сохранение широкого разнообразия во всех популяциях свидетельствует, как нам представляется, о том, что этот вид обладает и значительным уровнем фенотипической пластичности в отношении исследуемых признаков.

Заключение

Показан полиморфизм естественных и экспериментальных популяций *Festuca pratensis* по морфологии соцветий, форма которых идентифицировалась по соотношению размеров 1-й и 2-й осей 2-го порядка.

Два отклоняющихся от пирамидальной формы типа метелки рассматривались как морфологические модификации соцветия с изменениями, возникшими в результате частичной редукции 1-й оси, ее разветвлений и колосков в период формирования метелки. Преобладание в структуре популяций того или иного типа соцветия — результат функциональной меристематической деятельности, уровень которой может изменяться под влиянием различных воздействий, как естественных (ограничение панмиксии, внутрисемейственные скрещивания, экологические воздействия), так и антропогенных (индуцированный мутагенез, селекция, хозяйственная деятельность).

Полиморфизм популяций по длине соцветий выражен с меньшей четкостью. Значимых корреляций между длиной и формой соцветий не обнаружено.

Оценка изменчивости 2 морфологических признаков соцветия (длина и форма) у растений естественных и мутантных популяций *F. pratensis* не выявила различий в уровне их генетического разнообразия, величина которого была тем не менее значительной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Батыгин Н. Ф. Индуцированный мутагенез и многовариантность генетического гомеостаза // Тез. 3-й конф. по теоретическим вопросам мутагенеза. Вильнюс, 1980. С. 19—20.
- Ермакова И. М. Экологическая, географическая и погодичная изменчивость возрастных состояний луговой овсяницы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89. № 1. С. 94—104.
- Ермакова И. М. Поведение вида в широком диапазоне условий (на примере овсяницы луговой) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. № 2. С. 113—129.
- Животовский Л. А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общей биологии. 1979. Т. 40. № 4. С. 587—602.
- Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М., 1983. С. 38—44.
- Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.
- Калинина С. И., Лайдинен Г. Ф. Изменчивость природных островных популяций *Festuca pratensis* и *Dactylis glomerata* (Poaceae) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 4. С. 511—517.
- Кириллова Г. И. Гистогенез соцветия и цветка овсяницы луговой // Онтогенез травянистых поликарпических растений. Свердловск, 1977. С. 79—85.
- Кириллова Г. И. Гистогенез соцветия и цветка ежи сборной (*Dactylis glomerata* L.) // Рост, развитие и семенная продуктивность травянистых кормовых растений. Свердловск, 1987. С. 158—164.
- Кондорская В. Р. Об эволюции соцветий // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. 1991. № 3. С. 109—118.
- Кузнецова Т. В. Методы исследования соцветий. 2. Концепция псевдоциклов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. № 6. С. 92—105.
- Кузнецова Т. В. Морфология соцветий: современное состояние // Итоги науки и техники. Сер. ботан. ВИНТИ. 1991а. № 12. С. 51—175.
- Кузнецова Т. В. О применении метода комплементарных моделей в ботанической морфологии // Журн. общей биол. 1991б. Т. 52. № 2. С. 222—230.
- Кузнецова Т. В. Редукционные явления в области соцветия: сущность и роль редукции в эволюции модульных организмов // Журн. общей биологии. 1998. Т. 59. № 1. С. 74—103.
- Николаевская Т. С. Строение и развитие соцветия *Dactylis glomerata* L. (Poaceae) // Бот. журн. 1974. Т. 64. № 2. С. 221—227.
- Седова Е. А. Органогенный потенциал апикальных меристем цветковых растений и продуктивность // Вестн. МГУ. Сер. 16. 1989. № 4. С. 25—33.
- Синнот Э. Морфогенез растений. М., 1963. 603 с.
- Синская Е. Н. Динамика вида. М., 1948. 526 с.
- Федоренко О. М., Олимпиев Г. С. Генетическое разнообразие природных популяций *Festuca pratensis* Huds. в Карелии // Генетика. 1998. Т. 34. № 2. С. 319—384.
- Федоров А. А., Артющенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л., 1979. 295 с.
- Barnard C. Form and structure // Grasses and grassland. London; Melbourne, 1964. P. 47—72.
- Batygina T. B. Plasticity of angiosperm reproductive systems // Dev. Ecol. Perspect. 21th Cent. Congr. Ecol. Yokohama, 1990. P. 9.
- Bean E. W. Genotypic variation in inflorescence length in *Phleum pratense* // J. Agricult. Sci. 1970. Vol. 75. Pt 1. N 8.
- Butzin F. Apicale Reduktionen im Infloreszenzbereich der Gramineae // Willdenowia. 1979. Bd 9. N 1. S. 161—167.
- Chányi-Kovács C., Horánszky A. Charakterisierung der *Festuca*-Populationen auf Grund der Merkmale der Rispe // Ann. Univ. Sci. Budapest. Sect. Biol. 1973. N 15. S. 68—74.
- Dubé M., Morisset P. Morphological and leaf anatomical variation in *Festuca rubra* sensu lato (Poaceae) from eastern Quebec // Can. J. Bot. 1987. Vol. 65. N 6. P. 1065—1077.
- Eichler A. W. Blütendiagramme. T. 1. Leipzig, 1875.
- Fanosus M. A., Weibel D. E., Morrison R. D. Quantitative inheritance of some head and seed characteristics in sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) // Crop. Sci. 1971. Vol. 11. N 6. P. 787—789.

- Fischer J., Horánszky A., Kiss N., Szöcs Z. A new variant of discriminant analysis and its application to distinguishing *Festuca* populations // Ann. Univ. Sci. Budapest. Sect. Biol. 1974. N 16. P. 63—86.
- Gram K. The inflorescence of the grasses // Botanisk Tidsskrift. 1961. Bd 56. H 4.
- Hauska T. Variation in form within the *Dactylis glomerata* species // Genetica Polon. 1969. Vol. 10. N 3-4. P. 130—133.
- Horánszky A. Statistical studies in *Festuca* species // Ann. Univ. Sci. Budapest. Sect. Biol. 1960. N 3. P. 225—227.
- Horánszky A., Fekete G., Présényi L., Tölgyesi Gy. Comparative experimental morphological investigations on populations of *Festuca vaginata* W. et K. // Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 1980. Vol. 26. N 1-2. P. 61—69.
- Kuznetsova T. V. Angiosperm inflorescences and different types of their structural organisation // Flora. 1988. Vol. 181. N 1-2. P. 1—17.
- Niemelainen O. Factors affecting panicle production of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.) in Finland. IV. Response to frost at panicle growth phase // Ann. Agr. Fenn. 1991. Vol. 30. N 2. P. 163—172.
- Oláh B. Analysis of the morphological characteristics of the panicle in four populations of *Sorghum halepense* (L.) Pers. // Acta Agron. Acad. Sci. Hung. 1981. Vol. 30. N 3-4. P. 383—406.
- Rise K. J., Mack-Richard N. Ecological genetics of *Bromus tectorum*. II. Intraspecific variation in phenotypic plasticity // Oecologia. 1991. Vol. 88. N 1. P. 84—90.
- Rutishauser R. Reproductive structures of the flowering plants // Progr. Bot. 1987. Vol. 49. P. 51—67.
- Schroeder F.-G. Infloreszenzen, Synfloreszenzen und Moduln, ein terminologischer Beitrag zur Infloreszenzmorphologie // Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. Pflanzengeogr. 1987. Bd 108. N 2-3. S. 449—471.
- Sell Y. Tendances évolutives parmi les complexes inflorescentiels // Rev. Gén. Bot. 1976. Vol. 83. N 986-988. S. 247—267.
- Taylor D. R., Aarssen L. W. An interpretation of phenotypic plasticity in *Agropyron repens* (Gramineae) // Amer. J. Bot. 1988. Vol. 75. N 3. P. 401—413.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Jena, 1963. Bd 1. 409 S.
- Vegetti A. C. Anormalidades en inflorescencias de algunas especies de *Poaceae* // Kurtziana. 1987. N 19. P. 161—163.
- Vegetti A. C., Pensiero J. F. Inflorescence typology in *Setaria poiretiana* (Schultes) Kunth. (*Poaceae: Paniceae*) // Beitr. Biol. Pflanzen. 1990. Bd 65. H. 2. S. 313—318.
- Weberling F. Evolutionstendenzen bei Blütenständen // Abh. Akad. Wiss., Lit., Math.-naturwis. Kl. 1983. N 1. 32 S.
- Wyatt R. Inflorescence architecture how flower number, arrangement and phenology affect pollination and fruit-set // Amer. J. Bot. 1982. Vol. 69. N 4. P. 585—594.

Институт биологии Карельского научного центра РАН
Петрозаводск

Получено 19 XI 1998

SUMMARY

The variability level of two inflorescence morphological characters (panicle length and shape) and genetic diversity value of these patterns in natural and experimental (mutant) populations of meadow fescue are discussed. All populations show different frequency of occurrence of three types of inflorescence shape, pyramidal, diamond-shaped and ovate. Their genetic diversity in this pattern is very high and its level in all populations was practically the same. Population polymorphism of inflorescence length is less pronounced. There was no significant correlation between inflorescence length and shape. Variability values and variation extent of two inflorescence morphological patterns in natural and mutant meadow fescue populations can characterize them as polymorphic ones, and it undoubtedly shows the phenotypic species plasticity. The predominance of one or another inflorescence type is connected with a number of external and internal (genotypical) conditions. Those panicles which deviate from pyramidal shape can be probably considered as inflorescence morphological modifications showing different degree of changes. These changes can appear as a result of a partial reduction of the first axis and branching during the panicle development. These defects can be caused by different reasons — natural (panmixia reduction, affinity breeding, ecological influence) as well as anthropic ones (induced mutagenesis, economic activities, selection).

© О. А. Евдокимова, Н. А. Захарченко, В. А. Кумаков

ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ И СОПРЯЖЕННОСТЬ РОСТА ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ ПОБЕГА *TRITICUM AESTIVUM* И *T. DURUM* (POACEAE)O. A. YEVDOKIMOVA, N. A. ZAKHARCHENKO, V. A. KUMAKOV. SEQUENCE AND COORDINATION OF GROWTH OF VEGETATIVE ORGANS IN *TRITICUM AESTIVUM* AND *T. DURUM* (POACEAE)

По данным 4-летних наблюдений приведены сведения о видимом и скрытом в трубке линейном росте всех метамеров и их частей у главного побега яровой пшеницы, которые ежедневно учитывались в течение всей вегетации. Влагиалища листьев 1—4-го ярусов начинают интенсивно расти за 1 сут до появления шильца своего листа, а рост влагиалищ вышележащих листьев начинается раньше появления шилец. Этот сдвиг начала роста усиливается от яруса к ярусу. Он распространяется и на рост междоузлий. Что касается межметамерных связей, то рост листьев 2—4-го метамеров начинается одновременно с появлением шильца предыдущего листа, а рост последующих листьев ускоряется от яруса к ярусу и у 7—8-го метамеров опережает появление шилец нижележащих листьев на 4—6 сут. В силу внутриметамерного и межметамерного опережения начала роста вверх по побегу возрастает число сопряженно-растущих вегетативных органов побега. Обсуждается биологический смысл этого явления.

Ключевые слова: яровая пшеница, побеги, метамеры, особенности роста.

Взаимосвязь метамеров побега и их частей (листовая пластинка, влагиалище, междоузлие, боковая почка и придаточные корни) определяет структурное единство растения (Шафранова, 1980; Sattler, 1992). Для выявления регуляторных механизмов (гормональных, трофических, электрофизических и др.), обеспечивающих это единство, необходимо установить наличие внутриметамерных и межметамерных связей (в частности, в процессе роста органов) на феноменологическом уровне.

Общая последовательность роста вегетативных органов растения хорошо известна. Части метамера (листовой примордий и инсерционный диск) закладываются одновременно, а растут в базипетальной последовательности: листовая пластинка, влагиалище, междоузлие, боковая почка и придаточные корни. Очередные же метамеры и закладываются, и начинают рост в акропетальной последовательности. Остается не до конца выясненным вопрос о степени жесткости пространственно-временных связей роста как между частями метамера, так и между метамерами.

Среди работ, содержащих данные о последовательности роста фитомеров и их составляющих (Красовская, 1950; Добрынин, 1969; Серебрякова, 1971; Федоров, 1980; Морозова, 1986; Liu, Dengler, 1992; Tesarova et al., 1992; Захарченко, Кумаков, 1998), наиболее полная информация имеется в статьях Н. Г. Рытовой (1967, 1975, 1976) и Г. А. Козлечкова (1986, 1990), в которых более детально и полно рассмотрены последовательность, продолжительность и согласованность роста вегетативных органов у ряда злаков, в том числе и пшеницы. Оба автора отмечают четкую скоординированность заложения и разворачивания листовых зачатков первых 4 метамеров, которая нарушается во время роста 5-го и последующих листьев. Рытова (1967), наблюдавшая за ростом побегов *Poa pratensis* L. и *Festuca rubra* L., указывает на строгую последовательность роста листовых пластинок и влагиалищ (влагиалище начинает удлиняться, когда листовая пластинка почти достигнет своих окончательных размеров), а также на согласованность роста листовой пластинки в трубке побега с ростом влагиалища нижележащего листа. Позднее Рытова (1975), изучая влияние листа на рост боковых почек, приходит к выводу о листовом доминировании: рост боковой почки начинается только после окончания роста листовой пластинки соответствующего метамера и потому может сильно задержаться с началом. Козлечков (1986) отмечает сопряженность роста боковой почки и влагиалища листа данного метамера у пшеницы, ржи, ячменя и других злаков.

Однако упомянутые данные не позволяют представить полной картины взаимосвязанного роста всех метамеров и их частей, и мы попытались в своей работе восполнить этот пробел.

Растения мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. — Саратовская 29 и твердой пшеницы *Triticum durum* Desf. — Харьковская 46 выращивали в полевых условиях (район г. Саратова). Момент заложения очередного метамера фиксировали под бинокулярной лупой МБС-9. Ход морфогенеза контролировали путем ежедневного препарирования 30 растений каждого сорта и измерения линейкой с точностью до 1 мм листовых пластинок, влагалищ листьев, междоузлий и боковых почек всех метамеров главного побега с момента набухания семени и до окончательного роста колосоножки. Во влажном 1997 г. регистрировали также рост вторичной корневой системы: появление — момент прорыва влагалища нижележащего листа, а также число корней длиной более 5 мм.

Здесь следует более четко обозначить фазы роста отдельных частей метамера. Во-первых, в зависимости от того, где протекает рост (внутри или снаружи трубки, образованной влагалищем нижележащего метамера или coleoptилем), для всех составляющих фитомера (за исключением корней) можно выделить 2 фазы развития: внутривлагалищную (скрытый рост) — до момента появления верхушки органа на свет, и вневлагалищную (видимый рост). Во-вторых, в зависимости от фазы роста клеток, а также от распределения делений по органу можно разграничить эмбриональный период, когда деления клеток идут по всему органу, фазу интеркалярного роста, когда деления сосредоточены у основания органа, и фазу растяжения. Установление периодов роста по второму критерию более сложно. Наши исследования не предусматривали такой работы. Мы наблюдали только за уверенно регистрируемым ростом той или иной части метамера, когда ее суточный прирост в длину составляет не менее 1 мм. По литературным данным (Рытова, 1967; Серебрякова, 1971) известно, что листовой примордий размером 1.0—1.5 мм (колпачковый) завершает апикальный рост и дифференцируется на листовую пластинку и влагалище, которые с этого момента начинают интеркалярный рост. Боковая почка, у которой предлист имеет вид колпачка (1.0—1.5 мм), заканчивает созревание и трогается в рост (Рытова, 1975; Козлечков, 1986; Евдокимова, 1997), т. е. листовые пластинки боковых побегов переходят к интеркалярному росту. Однако мы не используем термин «интеркалярный» рост, так как анатомически точно не устанавливали это в своих исследованиях. Уверенно регистрируемый рост мы называем интенсивным ростом, потому что каждая часть метамера, имеющая размеры 1.0—1.5 мм, начинает прирастать более чем на 1.5 мм/сут.

Параллельно с препарированием в поле на интактных растениях фиксировали появление шилец очередных листьев и их «отгиб» — отклонение пластинки от оси побега.

Результаты и обсуждение

Рассматриваемые далее закономерности морфогенеза оказались аналогичными у твердой и мягкой пшеницы, в связи с чем в статье приводятся данные только по мягкой пшенице.

Внутриметамерные взаимосвязи. Первый метамер существенно отличается по своей структуре и характеру роста. В отличие от других метамеров, листья которых сначала растут во влагалищных трубках нижележащих листьев, первый лист начинает рост внутри coleoptиля. Язычок на 1-м листе пшеницы, по данным Г. М. Добрынина (1969), закладывается только с началом выхода верхушки листа на поверхность почвы. С этого момента наблюдается одновременный рост 1-го листа и его междоузлия (эпикотилия), при этом влагалище 1-го листа и эпикотиль удлиняются почти одинаково. Рост последующих метамеров и их частей складывается из скрытого и видимого роста (Захарченко, Кумаков, 1998).

Фазы роста частей метамера	Порядковый номер метамера							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Начало роста листовой пластинки	0/3	0/4	0/11	0/17	0/21	0/25	0/28	0/33
Появление шильца листа	5	8	7	5	6	8	11	8
Начало роста влагалища	5	9	8	6	6	6	6	4
Начало роста междоузлия	—	—	—	11	9	9	11	8
«Отгиб» листа	11	15	13	13	14	14	16	11
Окончание роста листовой пластинки	10	13	13	11	13	14	15	11
Начало роста боковой почки	14	14	12	9	16	14	—	—
Окончание роста влагалища	13	17	16	15	17	17	20	17
Появление боковой почки	19	18	17	17	23	—	—	—
Окончание роста междоузлия	—	—	—	16	20	22	28	25
Начало роста узловых корней	20	24	21	25	27	—	—	—

Примечание. Отсчет дней — от начала роста листовой пластинки данного яруса. В знаменателе первой строки — число дней от посева до начала роста данного листа в среднем за 4 года.

По нашим данным (см. таблицу), интенсивный рост влагалищ листьев 2—4-го метамеров начинается в среднем через 1 сут после появления шильца данного метамера; рост влагалища 5-го листа начинается одновременно, 6-го — на 2 дня раньше и 7-го — на 5 дней раньше появления шилец этих листьев. То же самое наблюдается и относительно сроков начала роста междоузлий. Так, междоузлие 4-го метамера начинает удлиняться лишь через 5 сут после появления шильца листа, 5-го — через 3 сут, 6-го — через 1 сут, а 7-го и 8-го — одновременно с выходом шилец этих листьев. Таким образом, наблюдается явление сдвига начала роста нижележащих структур по отношению к вышележащим у верхних метамеров. Однозначно объяснить его пока сложно, но можно предположить следующее. Во-первых, по мере увеличения листовой массы побега, естественно, увеличивается фонд ассимилятов, и, вероятно, это дает возможность растению ускорить рост влагалищ и междоузлий верхних метамеров. Можно полагать, что сдвиг имеет и приспособительное значение, позволяя растению ускорить выход из влагалищной трубки листовой пластинки, а затем и влагалищ листьев верхних ярусов и тем самым быстрее включить их в фотосинтетическую работу побега. Если это так, то, вероятно, механизм ускорения закрепился в геноме злаков и срабатывает при различных условиях. В наших опытах это явление повторялось все 4 года наблюдений.

Листовая пластинка заканчивает рост либо одновременно, либо на 1—2 сут раньше появления язычка и отклонения листовой пластинки от вертикальной оси, т. е. отогнутый лист всегда имеет листовую пластинку, окончившую рост. Боковая почка первого метамера (колеоптильная) трогается в рост через несколько суток после отгиба листа, почки последующих 3 метамеров — на 1—2 сут раньше, а боковые почки 5-го и 6-го ярусов прорастают только при благоприятных условиях, или одновременно с отгибом листа, или позднее.

Несмотря на то что боковые почки трогаются в рост гораздо позднее влагалищ листьев данных метамеров (см. таблицу), растут они сопряженно в трубке нижележащего листа. Боковой побег 1-го метамера появляется из пазухи колеоптиля через 6 сут после окончания роста влагалища 1-го листа, 2—4-го метамеров — почти одновременно с окончанием роста влагалищ, у 5-го и последующих метамеров

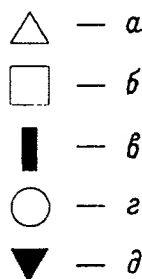
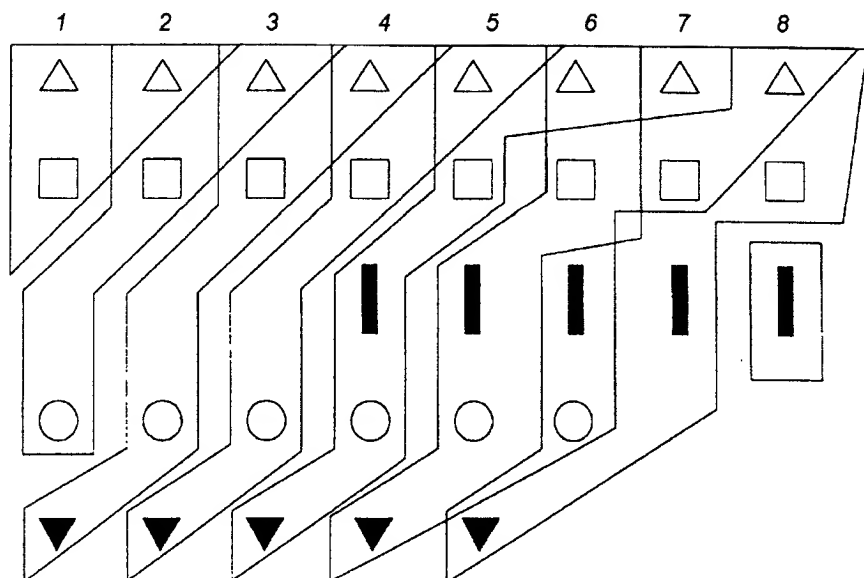


Схема взаимосвязанного роста частей вегетативных метамеров растения яровой пшеницы.

1—8 — порядковый номер метамера; а — листовая пластинка, б — влагалище листа; в — междоузлие, г — боковая почка, д — узловые корни.

прорастание боковых почек может задерживаться в связи с недостатком влаги, азота и т. д. Они появляются на 4 сут позже окончания роста влагалищ листьев соответствующих метамеров или не прорастают совсем.

Несомненно, было бы интересно выявить механизмы внутриметамерных взаимосвязей. В частности, довольно жесткая связь начала роста влагалищ нижних листьев с появлением шилец соответствующих листовых пластинок наводит на мысль о возможном значении светового сигнала в регуляции роста. Однако отмеченное выше явление, при котором влагалища и междоузлия верхних ярусов начинают рост раньше появления своих листовых шилец, делает предположение о роли светового сигнала малооправданным. Во всяком случае механизмы пространственно-временной регуляции роста вегетативных органов нуждаются в дальнейшем изучении.

В результате наших исследований выявлено, что у всех метамеров рост одного органа частично накладывается во времени на рост другого, они растут параллельно, причем продолжительность такого сопряженного роста частей метамеров у верхних метамеров значительно больше.

Межметамерные взаимосвязи. Как уже отмечалось, очередные метамеры закладываются в акропетальной последовательности с определенным временным интервалом — пластохроном в зависимости от генотипа, условий произрастания и морфологического яруса. По данным С. А. Степанова (1991), в условиях Саратова в среднем

за 5 лет у вегетативных метамеров яровой пшеницы пластохрон сокращается от 6.7 дня у 4-го яруса до 0.8 дня — у 9-го яруса.

О связи во времени роста одноименных частей последовательных метамеров побега легче и точнее всего можно судить, сопоставляя начало роста очередного листа с появлением шильца предыдущего листа. Как уже было показано в работе Н. А. Захарченко и В. А. Кумакова (1998), интенсивный рост листовой пластинки каждого из первых 4 метамеров начинается одновременно с появлением шильца предыдущего листа. В дальнейшем же наблюдается опережение начала роста пластинки листа по отношению к появлению шильца предыдущего листа: у листьев 5-го и 6-го метамеров — на 1—2 сут, у 7-го и 8-го ярусов — на 4—6 сут. Аналогичное опережение наблюдается и для влагалищ листьев, и для междоузлий верхних ярусов.

Таким образом, и в межметамерных отношениях наблюдается явление опережения начала роста верхних метамеров по отношению к нижним, уже отмеченное нами для внутриметамерных связей. В результате состав одновременно растущих метамеров и их частей (назовем это «блоком сопряженного роста») меняется в онтогенезе.

Первый метамер стоит несколько особняком в ряду других метамеров, поскольку 1-й лист растет одновременно с coleoptилем, преодолевая сопротивление почвы, кроме того, он имеет свое специфическое междоузлие — эпикотиль, рост которого регулируется светом. Рассмотрим блок, состоящий из 2—4-го метамеров. На главном побеге растения пшеницы у метамеров с укороченными междоузлиями, начиная со 2-го, растут всегда 2 листовые пластинки (3-я и 4-я), причем ускорение роста пластинки 4-го листа и 3-го листового влагалища происходит при появлении шильца 3-го листа и затухании роста пластинки 2-го листа (см. рисунок). В этот же блок включена и боковая почка 2-го метамера.

В дальнейшем, по мере отрастания 5-го и последующих метамеров, блок сопряженно растущих частей побега расширяется не только за счет вовлечения в него междоузлий, но и за счет отмеченного выше явления сдвига начала роста, и в момент начала интенсивного роста пластинки 8-го листа (в наших условиях, как правило, последней) блок включает листовые пластинки 6—8-го метамеров, 6-е и 7-е листовые влагалища, 5-е и 6-е междоузлия, а также 6-ю боковую почку.

Что касается придаточных корней, то, по данным А. И. Соболева (1972), их заложение начинается, когда в междоузлиях заканчивают деятельность меристемы. Появление придаточных корней, прорывающих влагалище нижележащего листа, по нашим наблюдениям, происходит через несколько суток (в зависимости от условий года) после прорастания бокового побега и после окончания роста междоузлия этого же метамера, одновременно с боковым побегом следующего метамера; т. е. корни трогаются в рост последними, уже после окончания роста всех побеговых частей метамера.

В данном сообщении мы не приводим имеющиеся у нас многолетние данные о влиянии внешних условий на продолжительность роста метамеров и их конечные размеры. Это тема специального сообщения.

Несомненно, представленная информация о согласованном росте метамеров и их частей не является исчерпывающей. Однако она служит необходимой ступенью для выяснения механизмов регуляции межметамерных и внутриметамерных взаимодействий.

Выводы

1. Существует связь во времени роста метамеров побега пшеницы и их частей, т. е. определенной морфофазе той или иной части данного метамера соответствует определенная морфофаза выше- и нижележащих метамеров.

2. Однако эта связь подвержена ярусной изменчивости, и, начиная с 5-го метамера, начало интенсивного роста влагалищ и междоузлий сдвигается на более ранние сроки по отношению к появлению шилец и окончанию роста листовых пластинок соответствующих ярусов.

3. Этот сдвиг характерен и для межметамерных связей. В силу этого состав блока одновременно растущих метамеров и их частей расширяется от нижних ярусов к верхним.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Добрынин Г. М. Рост и формирование хлебных и кормовых злаков. Л., 1969. 275 с.
- Евдокимова О. А. Морфогенез побегов кушения различных видов пшеницы и его зависимость от внешних и внутренних факторов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1997. 24 с.
- Захарченко Н. А., Кумаков В. А. Продолжительность и последовательность скрытого и видимого роста вегетативных органов главного побега яровой пшеницы // С.-х. биология. 1998. № 1. С. 76—84.
- Козлечков Г. А. Системный подход к познанию морфогенеза растений // Вестн. с.-х. науки. 1986. № 11. С. 64—71.
- Козлечков Г. А. Основные закономерности и структурные модели морфогенеза вегетативной сферы побега // С.-х. биология. 1990. № 3. С. 72—79.
- Красовская И. В. Закономерности строения корневой системы хлебных злаков // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 4. С. 374—384.
- Морозова З. А. Основные закономерности морфогенеза пшеницы и их значение для селекции. М., 1986. 164 с.
- Рытова Н. Г. Рост листьев, вегетативных побегов и формирование куста овсяницы *Festuca rubra* в год посева // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 8. С. 1097—1110.
- Рытова Н. Г. Скорость и продолжительность роста листьев у *Phleum pratense* L. (некоторые аспекты морфогенеза) // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 9. С. 1265—1278.
- Рытова Н. Г. Морфогенетические факторы, ограничивающие кушение злаков в вегетативной фазе (к вопросу о листовом и апикальном доминировании) // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 12. С. 1670—1680.
- Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 359 с.
- Соболев А. И. Деятельность меристем в онтогенезе и формирование урожая яровых пшениц: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1972. 25 с.
- Степанов С. А. Функциональная изменчивость апикальной меристемы конуса нарастания пшеницы в связи с продуктивностью сорта: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 20 с.
- Федоров Н. И. Продуктивность пшеницы. Саратов, 1980. 175 с.
- Шафранова Л. М. О метамерности и метамерах у растений // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41. № 3. С. 437—447.
- Liu Y., Dengler N. G. Development of open and closed leaf sheaths in *Festuca trachyphylla* and *Festuca rubra* (Poaceae) // Can. J. Bot. 1992. Vol. 70. N 7. P. 1417—1428.
- Sattler R. Process of morphology: structural dynamics in development and evolution // Can. J. Bot. 1992. Vol. 70. N 4. P. 708—714.
- Tesarova J., Seidlova F., Hatr L. Relationships between the blade and sheath growth in the same leaf and in successive leaves in winter barley // Biol. Plant. 1992. Vol. 34. N 3-4. P. 325—333.

Научно-исследовательский институт
сельского хозяйства Юго-Востока
Саратов

Получено 8 VII 1998

SUMMARY

Visible and hidden (within the tube) growth of all metamers and their parts of main shoot was studied daily during the entire growing season for four years. The leaf sheaths of the first to fourth layers begin to grow intensively a day before the appearance of its leaf small awl. Growth of the underlying leaf sheaths starts prior to the appearance of its awl. This shift, which is called «growth acceleration», increases from layer to layer. It spreads also to the internode growth. As far as intermetamere connections are concerned, the growth of the second to fourth leaves begins simultaneously with the appearance of the awl of preceding leaf, and the growth of subsequent leaves is accelerated from layer to layer. Due to intermetameric and intrametameric growth acceleration, the number of jointly growing organs of vegetative shoot increases. Biological significance of this phenomenon is discussed.

© В. Е. Аветисян, М. Я. Асатрян

**ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ ТАКСОНОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ,
ХРАНЯЩИЕСЯ В ГЕРБАРИИ ОТДЕЛА СИСТЕМАТИКИ И ГЕОГРАФИИ
ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ ИНСТИТУТА БОТАНИКИ НАН РЕСПУБЛИКИ
АРМЕНИЯ (ERE). 5. *POLYGONACEAE*—*ULMACEAE***

V. E. AVETISYAN, M. Ya. ASATRYAN. TYPE SPECIMENS OF TAXA OF VASCULAR PLANTS KEPT
IN THE HERBARIUM OF THE DEPARTMENT OF HIGHER PLANT SYSTEMATICS AND GEOGRAPHY
OF THE INSTITUTE OF BOTANY, NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES,
REPUBLIC OF ARMENIA. 5. *POLYGONACEAE*—*ULMACEAE*

Приведены типовые образцы, относящиеся к 58 видам и 17 таксонам внутривидового ранга из семейств *Polygonaceae*, *Ranunculaceae*, *Resedaceae*, *Rhamnaceae*, *Rosaceae*, *Rutaceae*, *Salicaceae*, *Scrophulariaceae*, *Thymelaeaceae*, *Ulmaceae*.

Ключевые слова: типовые образцы, ERE, таксономия.

Данная статья, являющаяся продолжением серии публикаций (Аветисян и др., 1996, 1997, 1998, 1999) о коллекции типовых образцов гербария ERE, содержит сведения об автентиках 58 видов и 17 таксонов внутривидового ранга из семейств *Polygonaceae*, *Ranunculaceae*, *Resedaceae*, *Rhamnaceae*, *Rosaceae* (без *Amygdalus* L., *Pyrus* L.), *Rutaceae*, *Scrophulariaceae*, *Thymelaeaceae*, *Ulmaceae*. Родам *Amygdalus* и *Pyrus*, в Армении характеризующимся сильным полиморфизмом, посвящена наша предыдущая статья (Аветисян и др., 1999).

Для каждого таксона приведены первоначальное научное название с номенклатурной цитатой, категория типа гербарного образца и регион, из которого описан таксон. В ряде случаев в скобках указывается также новая трактовка таксона.

Polygonaceae

Eriogonum nutans Torr. et Gray var. *glabratum* Reveal, 1966, Madrono, 18, 6 : 17. — **Isotypus**. Невада.

Polygonum setosum Jacq. f. *ochroleucum* Bordz. 1935, Журн. Инст. бот. АН УРСР, 3, 11 : 70. — **Typus, specimen authenticum**. Армения.

Ranunculaceae

Delphinium buschianum Grossh. 1933, Тр. Азерб. Отд. Закавказ. фил. АН СССР, 1 : 51. — **Toposyntypus**. Армения.

Ranunculus aragazi Grossh. 1948, Докл. АН АрмССР, 8, 2 : 83. — **Topotypi**. Армения.

Resedaceae

Reseda paui V. Bermejo et Kaercher, 1984, An. Jard. Bot. Madrid, 41, 1 : 198. — **Isotypus**. Испания.

Rhamnaceae

Rhamnus medvedevii Sachok. 1951, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 16 : 67 (= *R. pallasii* Fisch. et C. A. Mey.). — **Isosyntypus**. Армения.

Rosaceae

Alchemilla diversipes Juz. 1934, in Гроссгейм, Фл. Кавказа, 4 : 325 (= *A. diversipedia* Juz., in sched.). — **Isotypus**. Армения.

Cotoneaster armena Pojark. 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 202. — **Topotypi**. Армения.

C. obovata Pojark. 1954, Бот. мат. (Ленинград), 16 : 112. — **Topoparatypus**. Армения.

- Crataegus armena* Pojark. 1939, Фл. СССР, 9 : 509. — **Specimen authenticum.** Армения.
- C. atrosanguinea* Pojark. 1939, Фл. СССР, 9 : 504. — **Topotypi.** Армения.
- C. davisii* Brovicz, 1972, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. — **Isotypus.** Турция.
- C. erianthiformis* Pojark. 1966, in sched. — **Specimina authentica.** Армения.
- C. gabrielianae* Pojark. 1963, in sched. — **Specimen authenticum.** Армения.
- C. hajastana* Pojark. 1966, in sched. — **Specimina authentica.** Армения.
- C. meyeri* Pojark. 1939, Фл. СССР, 9 : 500. — **Specimina authentica.** Армения.
- C. pseudoheterophylla* Pojark. 1939, Фл. СССР, 9 : 506. — **Topotypi (specimina authentica).** Армения.
- C. stevenii* Pojark. 1939, Фл. СССР, 9 : 505. — **Specimina authentica.** Крым.
- C. subpentagyna* Pojark. 1966, in sched. — **Specimen authenticum.** Армения.
- Potentilla lomakinii* Grossh. 1929, Журн. Русск. бот. общ., 14, 3 : 308. — **Syntypus, isosyntypi.** Армения.
- Rosa hraciana* Tamamsch. 1949, Бот. мат. (Ленинград), 11 : 92. — **Holotypus.** Армения.
- R. kazarjanii* Sosn. 1942, Изв. Арм. фил. АН СССР, 8 : 63. — **Holotypus, isotypus.** Армения.
- R. sachokiana* Jarosch. 1945, Докл. АН АрмССР, 2, 2 : 53. — **Isosyntypi.** Азербайджан.
- R. sachokiana* var. *macrophylla* Jarosch., in sched. — **Specimina authentica.** Армения.
- R. sjuniki* Jarosch. 1947, Докл. АН АрмССР, 6, 1 : 17. — **Typus.** Армения.
- R. sosnovskyana* Tamamsch. 1949, Бот. мат. (Ленинград), 11 : 90. — **Specimina authentica.** Армения.
- R. zangezura* Jarosch. 1945, Докл. АН АрмССР, 2, 4 : 117. — **Syntypi.** Армения.
- Rubus takhtajanii* Mulk. 1957, Докл. АН АрмССР, 24, 3 : 125. — **Isotypus, topotypi.** Армения.
- R. zangezura* Mulk. 1955, Докл. АН АрмССР, 21, 3 : 133. — **Typus, topotypi.** Армения.
- Sorbus armeniaca* Hedl. 1901, Kung. Sv. Vet. Acad. Handl. 35, 1 : 69. — **Topotypus.** Карабах.
- S. hajastana* Gabr. 1956, Докл. АН АрмССР, 2 : 87. — **Isotypus.** Армения.
- S. tamamschianae* Gabr. 1969, Биол. журн. Армении, 22, 2 : 43. — **Holotypus, isotypi, paratypi.** Армения.
- S. takhtajanii* Gabr. 1969, Биол. журн. Армении, 22, 2 : 39. — **Holotypus, isotypi, paratypi.** Армения.
- S. umbellata* (Desf.) Fritsch. var. *orbiculata* Gabr. 1978, Рябины (*Sorbus*) Зап. Азии и Гималаев : 175. — **Holotypus, isotypi.** Армения.

Rubiaceae

- Asperula prostrata* (Adam) C. Koch var. *leiantha* Bordz. 1931, Вісн. Київ. бот. саду, 12-13 : 139. — **Typus.** Армения.
- A. prostrata* var. *pubiflora* Bordz. 1931, Вісн. Київ. бот. саду, 12-13 : 139. — **Syntypi.** Армения.
- A. rivalis* Sibth. et Sm. var. *schelkownikowiana* Bordz. 1931, Вісн. Київ. бот. саду, 12-13 : 140 (= *Galium schelkownikowianum* (Bordz.) Holub). — **Isotypi.** Армения.
- Galium armenum* Schanzer, 1997, Бот. журн. 82, 3 : 126 (= *G. mite* Boiss. × *G. bulbatum* Lipsky; Шанцер, 1989, Новости сист. высш. раст. 26 : 156). — **Paratypi.** Армения.
- G. klapazi* Manden. 1953, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 17 : 64. — **Specimen authenticum.** Карабах.
- G. majtechense* Bordz. 1927, Вісн. Київ. бот. саду, 5-6 : 21. — **Specimen authenticum.** Армения.

G. mite Boiss. et Hohen. var. *melanandrum* Bordz. 1931, Вісн. Київ. бот. саду, 12-13 : 140. — **Typus**. Армения.

G. rubioides L. var. *eriphyllum* Bordz. 1931, Вісн. Київ. бот. саду, 12-13 : 140. — **Syntypus**. Армения.

G. sosnovskii Manden. 1947, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 13 : 114 (= *G. coronatum* Sibth. et Sm.). — **Topotypus**. Армения.

G. verum L. var. *asperifolium* Bordz. 1935, in sched. — **Specimina authentica**. Армения.

G. verum var. *eriodadum* Bordz. 1935, in sched. — **Specimen authenticum**. Армения.

Rutaceae

Haplophyllum schelkovnikovii Grossh. 1932, Фл. Кавк. 3 : 20. — **Specimina authentica**. Нахичевань.

Salicaceae

Populus schischkinii Grossh. 1944, Бот. журн. 19, 4 : 124. — **Specimina authentica**. Армения.

Scrophulariaceae

× *Celsioverbascum gabrielianae* Hub.-Mor. 1965, Bauhinia, 2, 3 : 304 (= × *Verbascum gabrielianae* (Hub.-Mor.) Hub.-Mor. 1973, Bauhinia, 5, 1 : 13). — **Holotypus**. Армения.

Linaria schelkownikowii Schischk. 1924, in Grossh. et Schischk., Schedae Herb. «Pl. or. exs.», 169 : 42. — **Isotypus**. Армения.

L. zangezura Grossh. 1929, Журн. Русск. бот. общ. 14, 3 : 313. — **Syntypi**. Армения (= **Lectotypus**, Габриэлян, 1986, Новости сист. высш. раст. 23 : 144), Нахичевань.

Melampyrum mulkijanianii T. N. Pop. 1980, Новости сист. высш. раст. 17 : 223. — **Holotypus, isotypi**. Армения.

Scrophularia armeniaca Bordz. 1938, Сб. праць акад. А. В. Фомина : 63. — **Isotypus**. Армения.

S. atropatana Grossh. 1950, Бот. мат. (Ленинград), 13 : 21. — **Isotypus**. Нахичевань.

S. haematantha Boiss. et Heldr. var. *crenata* Bordz. 1938, Сб. праць акад. А. В. Фомина : 63. — **Isotypus**. Нахичевань.

S. nachitschevanica Grossh. 1950, Бот. мат. (Ленинград), 13 : 21. — **Isotypus**. Нахичевань.

S. nervosa Benth. var. *schelkovnikovii* Bordz. 1938, Сб. праць акад. А. В. Фомина : 58. — **Holotypus**. Нахичевань.

S. olgae Grossh. 1933, Тр. Азерб. отд. Закавказ. фил. АН СССР, сек. бот. 1 : 55. — **Isotypus**. Армения.

S. olympica Boiss. var. *integrifolia* Bordz. 1938, Сб. праць акад. А. В. Фомина : 62. — **Holotypus**. Армения.

S. takhtajanii Gabr. 1980, Сист. эвол. высш. раст. : 82. — **Holotypus, isotypi, paratypi**. Армения.

S. zvariantiana Gabr. 1967, Биол. журн. Армении, 20, 1 : 34. — **Holotypus, isotypi**. Армения.

Verbascum adzharicum Gritz. 1968, Новости сист. высш. раст. : 185. — **Paratypus**. Аджария.

V. chionophyllum Hub.-Mor. 1955, Bauhinia, 1, 1 : 17. — **Isotypus**. Турция.

V. drytophyllodes Gritz. 1968, Новости сист. высш. раст. : 189. — **Holotypus**. Армения.

V. hajastanum Bordz. 1931, Вестн. Тифл. бот. сада, нов. сер. 5 : 47. — **Specimen authenticum, toposyntypi**. Армения.

× *V. horticultum* Hub.-Mor. 1965, Bauhinia, 2, 3 : 305. — **Holotypus**. Армения.

V. schachdagense Gritz. 1970, Новости сист. высш. раст. 1969 : 340 (= *V. sevanense* Gritz. 1968, Новости сист. высш. раст. : 191, non Hub.-Mor. = *V. flavidum* (Boiss.) Frein et Bornm.). — **Paratypus**. Армения.

× *V. sevanense* Hub.-Mor. 1965, *Bauhinia*, 2, 3 : 305. — **Isotypus, paratypus.** Армения.

V. szovitsianum Boiss. var. *adenothyrsus* Murb. 1933, *Lunds Univ. Arsskr.* 2, 29, 2 : 456. — **Holotypus.** Армения.

Veronica bogosensis Tumad. 1968, Докл. АН АрмССР, 46 : 136. — **Holotypus.** Дарестан.

V. gentianoides Vahl. var. *ruscophylla* Bordz. 1931, Вісн. Київ. бот. саду, 12-13 : 139. — **Syntypus.** Армения.

V. spicata L. subsp. *transcaucasica* Bordz. 1927, Вісн. Київ. бот. саду, 5-6 : 20, nom. nud.; id. 1931, l. c. 12-13 : 138 (= *Pseudolysimachion transcaasicum* (Bordz.) Gabr.). — **Specimen authenticum.** Армения.

Thymelaeaceae

Daphne transcaucasica Pobed. 1950, Бот. мат. (Ленинград), 12 : 136. — **Isotypus, isoparatypi.** Армения.

Stellera magakjanii Sosn. 1947, Докл. АН АрмССР, 7, 3 : 137 (= *Stelleropsis magakjanii* (Sosn.) Pobed.). — **Isotypus.** Армения.

Ulmaceae

Ulmus araxina Takht. 1945, Докл. АН АрмССР 2, 2 : 57. — **Holotypus, isotypi, topotypus, specimen authenticum.** Армения.

U. grossheimii Takht. 1945, Докл. АН АрмССР, 2, 2 : 57. — **Isotypi.** Нахичевань.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян В. Е., Сафарян А. Д., Мхитарян Ю. А., Дзагурова К. М. Типовые образцы таксонов сосудистых растений, хранящиеся в Гербарии отдела систематики и географии высших растений Института ботаники НАН Республики Армения (ЕРЕ). 1. *Amaryllidaceae*—*Cornaceae*; 2. *Ericaceae*—*Iridaceae*; 3. *Lamiaceae*—*Polygalaceae* // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 7. С. 83—87; 1997. Т. 82. № 9. С. 78—80; 1998. Т. 83. № 11. С. 90—92.

Аветисян В. Е., Сафарян А. Д., Мхитарян Ю. А., Асатрян М. Я. Типовые образцы таксонов сосудистых растений, хранящихся в Гербарии отдела систематики и географии высших растений Института ботаники НАН Республики Армения (ЕРЕ). 4. *Rosaceae* (*Amygdalus*, *Pyrus*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 10. С. 72—74.

Институт ботаники НАН Республики Армения
Ереван

Получено 7 VI 1999

SUMMARY

Type specimens of 58 species and 17 infraspecific taxa from the families *Polygonaceae*, *Ranunculaceae*, *Resedaceae*, *Rhamnaceae*, *Rosaceae*, *Rubiaceae*, *Rutaceae*, *Salicaceae*, *Scrophulariaceae*, *Thymelaeaceae*, *Ulmaceae* are listed.

© Н. В. Степанов

О ДВУХ ЭНДЕМИЧНЫХ ВИДАХ *EUPHORBIA* (*EUPHORBACEAE*)
ИЗ ЗАПАДНОГО САЯНАN. V. STEPANOV. ON TWO ENDEMIC SPECIES OF THE GENUS *EUPHORBIA* (*EUPHORBACEAE*)
FROM WEST SAYAN

Приведены данные, подтверждающие морфологическую и экологическую обособленность *Euphorbia ambukensis* от близкородственного вида *E. altaica*, и характеристика местообитаний *E. kirmizulica*.

Ключевые слова: *Euphorbia*, вид, эндемик, изменчивость, местообитания, Западный Саян.

Euphorbia altaica С. А. Меу. — довольно обычный в высокогорьях Западного Саяна и Алтая и эндемичный для этой территории вид (Мартыанов, 1923; Крылов, 1935; Проханов, 1949; Черепнин, 1963; Ревушкин, 1988; Байков, 1994, 1996, и др.). Произрастает чаще всего на субальпийских и альпийских лугах, в субальпийских кедрово-пихтовых (*Pinus sibirica* + *Abies sibirica*) редколесьях; глубоко в лесной пояс не проникает (Printz, 1921; Черепнин, 1963; Красноборов, 1976; Лошкарева, 1977; Шауло, 1983; Данилов, 1984; Степанов, 1994). *E. altaica* достаточно обособлен от близкородственных видов подрода *Esula*, секции *Helioscopia*, что позволило К. С. Байкову (1993, 1994) выделить таксон в олиготипную подсекцию *Altaicae*.

Во время экспедиционных исследований северо-восточной части Западного Саяна в 1991 г. в районе верхнего течения р. Тайгиш (система Шадат — Амыл — Туба — Енисей) были собраны растения, определенные первоначально как «*Euphorbia altaica*». Растения заканчивали вегетацию и были в основном с осыпавшимися семенами. По габитусу, величине, соотношению размеров верхних листьев и лучей соцветия они заметно отличались от типичных экземпляров *E. altaica*. Особенно необычным, как нам показалось, был факт произрастания растений в нехарактерном для вида сообществе. Это была кедрово-пихтовая папоротниково-баданово-широко-травная тайга в полосе, переходной между черневым и горно-таежным высотными поясами растительности (610 м над ур. м.). Обнаруженный «*E. altaica*» не был приурочен к открытым местам, а встречался рассеянными группами исключительно под пологом леса с сомкнутостью древостоя 0.8—1.0. Подлесок сообщества был весьма разреженный и состоял из *Lonicera altaica*,¹ *Sorbus sibirica*, *Ribes atropurpureum*, *Rubus idaeus*. В небольшом обилии (до 1 % проективного покрытия) встречаются *Aconitum septentrionale*, *Heracleum dissectum*, *Ligularia sibirica*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Angelica sylvestris*, *Oxalis acetosella*, *Equisetum pratense*, *Aconogon alpinum* (*Polygonum alpinum*), *Allium microdictyon*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*, *Linnaea borealis*, *Mainthemon bifolium* и др.; рассеянно (5 %) встречались *Athyrium filix-femina* s. l. и *Festuca altissima* — вид, характерный для черневой тайги; пятнами со сплошным покровом и рассеянно произрастал *Bergenia crassifolia*. Куртинами сплошного покрова были представлены таежные зеленые мхи (*Hylacomium splendens*, *Polytrichum commune*, *Rhytidiadelphus triquetrus* и др.); до 1—2 % — *Vaccinium myrtillus* и таежный *Calamagrostis obtusata*. Среди перечисленных видов лишь немногие общепоясные приурочены к местообитаниям типичного альпийского *Euphorbia altaica*.

Позднее, в 1992 г., аналогичные растения в похожих местообитаниях были обнаружены в среднем течении р. Амбук (система Оя — Енисей) (700 м над ур. м.). В данном случае тайга с участием *Betula platyphylla* была более разреженная, подлесок выражен сильнее (кроме видов, упомянутых в предыдущем случае, произрастали также *Sambucus sibirica*, *Viburnum opulus*, *Caragana arborescens*, *C. frutex*, *Spiraea chamaedrifolia* и др.). Обильнее представлены *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и зеленые мхи, крупные лесные папоротники *Dryopteris expansa*, *D. carthusiana*, *Athy-*

¹ Латинские названия сосудистых растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995).

rium filix-femina s. l. В 1993 г. сходные растения были обнаружены в окрестностях Ойского озера (1360 м над ур. м.) в разреженных кедровниках у верхней границы леса. В 1995 г. подобные экземпляры с плодами были собраны в пределах черневых лесов по р. Малый Кебеж (система Кебеж — Оя — Енисей; 400 м над ур. м.), а в 1996 г. — на юго-западном склоне горы Рябой Таскыл (800 м над ур. м.), у верхнего предела черневой полосы. В последних случаях в травяном покрове были более богато представлены широколиственные (*Arsenjevia baicalensis* (*Anemone baicalensis*), *Brunnera sibirica*, *Cruciata krylovii*) и папоротники (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mas*, *D. carthusiana*, изредка *Polystichum braunii*).

Морфологическая специфика лесных растений и особенно экология и фитоцено- тическая приуроченность указывают на их обособленность от типичного *Euphorbia altaica*. По нашему мнению, это особый вид *E. ambukensis* (Степанов, 1994), назван- ный по р. Амбук, в бассейне которой была обнаружена одна из популяций.

Таким образом, кроме классического местонахождения, охарактеризованного выше, *E. ambukensis* обнаружен еще в ряде пунктов. Приводим их по этикеткам гербарных образцов (гербарии NS, KRAS, КГУ): Красноярский край, Каратуз- ский р-н, долина р. Мал. Тайгиш в 2 км выше устья Золотого ключа, подножие хребта Чатырба Тайга, 53° 00' с. ш., 93° 29' в. д., 700 м над ур. м., кедровник баданово-ов- сянищевый (*Festuca altissima*) с участием папоротников и *Calamagrostis obtusata*, 8 VIII 1991, Н. Степанов; Красноярский край, Ермаковский р-н, юго-восточная око- нечность Кулумысского хребта, долина р. Бол. Ои в районе Ойского озера, 52° 49' с. ш., 93° 15' в. д., 1360 м над ур. м., разреженный кедровник у верхней границы леса, 15 VIII 1993, Н. Степанов; Красноярский край, Ермаковский р-н, северный макросклон Кулумысского хребта, покать в долину р. Мал. Кебеж, 53° 00' с. ш., 92° 59' в. д., 400 м над ур. м., горная черневая тайга широколиственно-папоротниковая, 31 VII 1995, Н. Степанов; Красноярский край, Ермаковский р-н, юго-западный склон горы Рябой Таскыл. Верхнее течение р. Киримзюль, 52° 59' с. ш., 93° 05' в. д., 800 м над ур. м., кедрово-пихтовая тайга зеленомошно-широколиственная, 6 VIII 1996, Н. Степанов; Красноярский край, Ермаковский р-н, хребет Березовский, верховья Каменной речки. Субальпийский луг, 19 VII 1962, В. Черепнин.

После опубликования диагноза таксона (Степанов, 1994) вышла в свет моногра- фическая обработка рода *Euphorbia* во «Флоре Сибири» (Байков, 1996 : 42), где видовая самостоятельность *E. ambukensis* была поставлена под сомнение. Это было связано с тем, что на типовом экземпляре *E. ambukensis* (NS) «отсутствовали» генеративные структуры. При этом Байков (1996 : 42) интерпретировал голотип как «экземпляры с неразвитыми генеративными структурами...», которые «могут значи- тельно отличаться по морфологии от нормально развитых растений». Понимание монографом аутентичного материала, по нашему мнению, неверное. Типовые экзе- мпляры не представляют собой бесплодные, уродливые растения. Это были нормально развитые образцы с частично осыпавшимися плодами и сохранившимися циациями. Учитывая особенности биологии вида, сохранение зрелых плодов на коллекционных образцах требует особого внимания: по нашим наблюдениям, у *E. ambukensis* (как и у *E. altaica*) даже особи, имеющие недозрелые плоды, при высыхании в гербарии «выстреливают» семенами. При этом трехорешники полностью рассыпаются и могут быть легко утеряны.

Байков (1996) также обратил внимание на то, что растения, имеющие определен- ные отклонения от типичной *E. altaica* (более высокий рост, оттянутые в основании, почти черешчатые листья), были описаны Е. Boissier (1862) как *E. altaica* var. *sajanensis* Boiss. Экземпляры *E. ambukensis* должны быть, по мнению автора, отне- сены именно к этой разновидности. Ознакомившись с фотокопиями аутентичных образцов по саянской разновидности, мы пришли к заключению, что с мнением Boissier об идентичности описанного вида и разновидности трудно согласиться. В целом, кроме размеров, у *E. ambukensis* и *E. altaica* var. *sajanensis* мало общего. Саянская разновидность несомненно представляет собой внутривидовую расу *E. al- taica*. Более того, по форме листьев и форме соцветия типичный *E. altaica*, подробно

охарактеризованный в описаниях и на иллюстрациях в работах С. F. Ledebour (1830: tab. 191; 1850), Ledebour et al. (1833), гораздо более похож на *E. ambukensis*, чем саянская разновидность Boissier. Дело в том, что *E. altaica* var. *sajanensis* имеет еще более относительно широкие листья, а лучи соцветия сравнительно с оберткой относительно более короткие, чем у типичного *E. altaica*. Таким образом, морфологические отклонения *E. ambukensis* и аналогичные у саянской разновидности наблюдаются в противоположных направлениях, если брать за «точку отсчета» вид *E. altaica*.

Неоднозначное понимание ранга описанного нами таксона побудило провести дополнительные исследования, касающиеся характера изменчивости *E. ambukensis* в сравнении с близкородственным *E. altaica*. Аналогичное изучение последнего было проведено к настоящему времени Байковым (1992, 1997). Этим автором были также рассмотрены вопросы, касающиеся методики измерений (учет разнотипности листьев).

Анализом были охвачены имеющиеся автентичные образцы и паратипы *E. ambukensis*. Изменчивость вегетативных побегов исследовали на 10 экземплярах. С каждого побега измеряли по 7 листьев срединной формации ($n = 70$), соответствующие № 6—13 принятых обозначений (Байков, 1997). Аналогичный анализ *E. altaica* проводили на образцах, представляющих субальпийско-альпийскую популяцию вида и собранных на восточной оконечности Кулумысского хребта на склоне Локаторной горы (район Полки) в 1998 г. В анализ вовлечено 37 вегетативных побегов. Измеряли высоту и параметры у 2 листьев срединной формации, соответствующих № 8 и 13 (Байков, 1997).

Полученные результаты (табл. 1) достаточно показательны: *E. ambukensis* и *E. altaica* достоверно различаются по всем измеренным абсолютным и относительным параметрам и их дисперсии. Так как листья у *E. ambukensis* представлены усредненными данными — № 6—13 (т. е. средние размеры листьев занижены, что должно увеличивать сходство с *E. altaica*), а у *E. altaica* данными по № 13, то имеющаяся в действительности разница между таксонами еще более контрастная. Это хорошо заметно в полевых условиях при наблюдении живых растений.

Изменчивость генеративных побегов изучали на материале из тех же популяций. Были исследованы 14 экземпляров *E. ambukensis* и 30 *E. altaica* по 11 абсолютным и 5 относительным параметрам. Во всех случаях измеряли растения в стадии плодоношения, когда размеры вегетативных и генеративных структур более не подвержены изменениям. Для анализа брали по 3 листа с побега. Нижние срединные, верхние срединные, обертковые (верхние) соответствуют № 8, 12, 14 (Байков, 1997). Из ветвей соцветия (чаще всего их 5) выбирали одну, среднюю по размерам. На ней же измеряли и листочки обертки. В целом наши данные по *E. altaica* близки к опубликованным (Байков, 1997) по соседней популяции вида из окрестностей станции Оленья Речка с восточной оконечности Ойского хребта. В нашем случае абсолютные параметры несколько ниже, относительные — почти совпадают. Как видно из табл. 2, различия признаков генеративных побегов достаточно выражены. Недостоверны различия только по относительным характеристикам у срединных листьев. Наиболее важные различия — по абсолютным и относительным размерам верхнего междоузлия, таксономически показательному признаку у молочаев (Байков, 1997). Так же хорошо выражены различия в относительных размерах листочков обертки и длины ветвей соцветия. Достоверны различия и по всем абсолютным параметрам.

Таким образом, полученные результаты позволяют с большой долей уверенности говорить о специфичности *E. ambukensis* — таежного викарианта *E. altaica*. Остается открытым в настоящее время вопрос об истории формирования этой пары викарирующих таксонов. Следует учесть более молодой относительный возраст высокогорных флор северного полушария по сравнению с низкогорными (Толмачев, 1974), а также то, что большей частью многие автохтонные высокогорные альпийцы являются дериватами более древних видов, существовавших до этого в лесных сообществах

ТАБЛИЦА 1

Изменчивость признаков вегетативных побегов *Euphorbia altaica* и *E. ambukensis*

Признак	Средняя арифметическая (М)		Ошибка средней (m)		Дисперсия		Коэффициент вариации		Критерий Стьюдента	
	<i>E. altaica</i>	<i>E. ambukensis</i>	<i>E. altaica</i>	<i>E. ambukensis</i>	<i>E. altaica</i>	<i>E. ambukensis</i>	<i>E. altaica</i>	<i>E. ambukensis</i>	для средней арифметической	для дисперсии
Высота стебля, мм	135.78	278	4	10.8	23.94	89.98	17.6	32.37	16.6	8.2
Длина срединного листа, мм	17.78		0.5		2.87		16.14			
Ширина срединного листа, мм	5.24		0.2		1.05		20.04			
Отношение длины к ширине у срединных листьев	3.46		0.1		0.52		14.87			
Длина верхнего листа, мм	23.92	43.66	0.5	1.7	2.93	13.73	12.25	31.45	15.7	8.9
Ширина верхнего листа, мм	8.35	9.8	0.3	0.3	1.73	2.56	20.72	26.12	4	2.8
Отношение длины к ширине у верхних листьев	2.92	4.49	0.1	0.1	0.41	0.85	14.11	18.93	15.7	4.9

Примечание к табл. 1 и 2. *E. altaica*: $n = 37$; *E. ambukensis*: n (особей) = 10; n (листьев) = 70.

ТАБЛИЦА 2

Изменчивость признаков генеративных побегов *Euphorbia altaica* и *E. ambukensis*

Признак	Средняя арифметическая (М)		Ошибка средней (m)		Дисперсия		Коэффициент вариации		Критерий Стьюдента	
	<i>E. altaica</i>	<i>E. ambukensis</i>	<i>E. altaica</i>	<i>E. ambukensis</i>	<i>E. altaica</i>	<i>E. ambukensis</i>	<i>E. altaica</i>	<i>E. ambukensis</i>	для средней арифметической	для дисперсии
Высота стебля, мм	168.3	290.57	3.33	8.69	18.23	32.5	10.8	11.19	13.13	2.17
Длина междоузлия, мм	17.47	79.21	1.24	4.52	6.81	16.9	39	21.34	13.16	3.05
Отношение длины стебля к длине междоузлия	11.25	3.89	1	0.32	5.45	1.19	48.4	30.59	7.08	5.76
Длина срединного листа, мм	14.8	23.4	0.5	0.94	2.74	3.52	18.5	15	8.04	1.03
Ширина срединного листа, мм	5.4	8.71	0.26	0.96	1.41	3.57	26	41	3.34	3.09
Отношение длины к ширине срединных листьев	2.85	2.98	0.09	0.22	0.49	0.83	17.2	27.85	0.54	2
Длина верхового листа, мм	17.67	27.07	0.43	0.84	2.36	3.15	13.4	11.64	9.9	1.18
Ширина верхового листа, мм	8.37	10.93	0.23	0.74	1.28	2.76	15.3	25.25	3.33	2.69
Отношение длины к ширине у верховых листьев	2.14	2.63	0.06	0.19	0.3	0.72	14	27.38	2.45	3
Длина листа обертки, мм	14.77	25	0.33	0.96	1.78	3.57	12	14.28	10.12	2.52
Ширина листа обертки, мм	9.43	13.21	0.27	0.96	1.45	3.57	15.4	27.02	3.82	3.03
Отношение длины к ширине у листьев обертки	1.59	1.93	0.04	0.07	0.21	0.27	13.2	13.99	4.25	1
Длина брактеей, мм	8.6	16.79	0.21	0.55	1.17	2.04	13.6	12.15	14.12	2.12
Ширина брактеей, мм	8.57	14	0.21	0.51	1.15	1.89	13.4	13.5	9.87	1.9
Длина лучей соцветия, мм	12.6	41	0.64	2.4	3.53	8.97	28	21.88	11.45	3.09
Отношение длины листа обертки к длине луча соцветия	1.25	0.64	0.06	0.04	0.31	0.15	24.8	23.44	8.71	3.2

ТАБЛИЦА 3

Пределы изменчивости признаков *Euphorbia altaica*, *E. ambukensis* и *E. angulata* (мм)

Признак	В изученных нами популяциях		Данные «Флоры СССР»	
	<i>E. altaica</i> , n = 30	<i>E. ambukensis</i> , n = 14	<i>E. altaica</i>	<i>E. angulata</i>
Высота стебля, мм	137—200	250—360	120—400	150—430
Длина междоузлия, мм	5—33	50—118	10—112	15—80
Длина верхового листа, мм	13—24	23—33	15—45	17—36
Ширина верхового листа, мм	6—11	6—16	5—18	5—16
Длина листа обертки, мм	11—18	17—31	15—38	8—25
Ширина листа обертки, мм	7—13	10—19	10—20	6—18
Длина брактеей, мм	7—11	12—20	8—15	7—14
Ширина брактеей, мм	7—11	10—18	5—14	8—16
Длина лучей соцветия, мм	8—21	32—66	10—35	15—25

(Толмачев, 1986). Действительно, трудно представить внедрение в типичные лесные экосистемы, характеризующиеся плотной «упаковкой экологических ниш» (Миркин и др., 1989 : 196), — особенно кедрово-пихтовые таежные и черневые — выраженных альпийских видов, являющихся по типу стратегии экотопических пациентами. Косвенно это подтверждается частыми случаями заноса в высокогорные пояса придаточных видов, чуждых высокогорьям (Малышев, 1965), но не наоборот. Так, в высокогорьях Восточного Саяна придаточные виды составляют 22 % флоры (Малышев, 1965), в Западном Саяне — 28 % (Красноборов, 1976). В северо-восточной части Западного Саяна в высокогорной флоре до 40 % придаточных видов, в то время как во флоре смежного с субальпийским горно-таежного пояса чисто высокогорных видов (альпийские и арктоальпийские) всего 5 %, а в черневом поясе — 0.007 % (Степанов, 1994). В целом вероятность «освоения» *E. altaica* лесных экосистем нижерасположенных поясов достаточно невелика. Можно согласиться с мнением И. М. Красноборова (1976 : 241), что *E. altaica* и близкородственные ему высокогорные виды «сформировались от одного общего лугово-лесного предка в третичном периоде». По поясно-зональной приуроченности *E. ambukensis* можно отнести к группе темнохвойно-лесных (Малышев, Пешкова, 1984) либо неморальных (Степанов, 1994) видов.

Из близкородственных *E. altaica* видов следует упомянуть европейский *E. angulata*, чрезвычайно по описанию и экологии похожий на *E. ambukensis* (табл. 3). При сходных абсолютных параметрах изменчивости *E. altaica* и *E. angulata* последний имеет относительно более длинные ветви соцветия сравнительно с листочками обертки, более длинные по сравнению с шириной брактеей, а также большей частью неветвистое корневище. По этим диагностическим признакам *E. angulata* практически не отличается от *E. ambukensis*. Некоторое сходство между этими видами наблюдается и в характере поверхности плодов. У автентичных образцов *E. ambukensis* плоды покрыты мелкими, в среднем около 0.2 мм бугорками. У других экземпляров кроме бугорков могут быть развиты сосочки или небольшие уплощенные гребневидные выросты около 0.3 мм высотой. У *E. altaica* выросты на поверхности плодов выражены лучше, имеют гребневидную форму. Между отдельными гребешками один или несколько анастомозов, гребешки часто разветвленные, 0.3—0.5 мм высотой. Таким образом, у *E. ambukensis* по ряду признаков наблюдается большее морфологическое сходство с европейским *E. angulata*. Вероятно, *E. ambukensis* более близок к древней предковой форме, чем *E. altaica*.

Другой вид — *E. kirmizjula* обнаружен пока только в пределах черневой полосы Западного Саяна (Степанов, 1994; Байков, 1996). Этот факт важен для понимания происхождения вида. В Западном Саяне черневой пояс развит исключительно на северном макросклоне горной системы (Назимова, 1969) на высоте 350—900 м над

ур. м. (Поликарпов и др., 1986). При этом к северо-восточной части территории приурочен максимально пестрый и богатый флористический комплекс (Степанов, 1994). *Locus classicus E. kirimzjulica* — урочище Маралья скала, расположенное в центральной части черневой полосы, в бассейне р. Киримзюль (система Бол. Кебеж — Оя — Енисей). Это локальные обнажения скал юго-восточной экспозиции, со значительной крутизной, протяженностью около 100 м и такой же высоты, по левому берегу реки. В основании скал, частично затененных крупнотравьем, кустарниками и древостоем, увитых лианами *Humulus lupulus* и *Atragene* sp., отмечен необычный комплекс биологически контрастных видов. Так, например, на скалах бок о бок с типичными ксерофитами, такими как *Orostachys spinosa*, *Sedum hybridum*, *Grossularia acicularis*, *Asplenium ruta-muraria* и др., произрастают достаточно влаголюбивые виды — *Cruciata krylovii*, *Arsenjevia baikalensis*, *Diplazium sibiricum* и т. д. Большая часть видов является реликтовыми эндемиками. К наиболее древним, третичным неморальным реликтам можно отнести *Arsenjevia baikalensis*, *Cruciata krylovii*, *Scrophularia altaica*, *Asplenium trichomanes*, *Chrysosplenium filipes*, *C. sedakowii*, *Hypericum hirsutum*, *Brunnera sibirica*. *Silene graminifolia* — сниженный альпийский вид и является, очевидно, гляциальным реликтом. Немалый интерес представляют виды, принадлежащие горно-степному поясно-зональному геоэлементу (Малышев, Пешкова, 1984). Некоторые таксоны, отнесенные к этой группе, характеризуются необычным, дизъюнктивным распространением (*Dracocephalum stellerianum*) или являются эндемиками (*Thymus jensisseensis*, *Grossularia acicularis*), другие — виды, относительно широко распространенные (*Aster korshinskyi* (*A. nepinus*), *Artemisia gmelinii*, *Orostachys spinosa*, *Thalictrum foetidum*, *Veronica incana*). В пределах черневого пояса Западного Саяна эти таксоны, очевидно, являются голоценовыми ксеротическими реликтами послеледникового времени (Шумилова, 1979). По всей видимости, к этой же группе принадлежит и *Euphorbia kirimzjulica*.

В заключение выражаю искреннюю благодарность К. С. Байкову (Центральный сибирский ботанический сад СО РАН) за постановку проблемы и предоставленные в мое распоряжение материалы, касающиеся *E. altaica*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Байков К. С. Определение сибирских видов рода *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) по морфологическим признакам листьев // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 5. С. 52—59.
- Байков К. С. К систематике сибирских молочаев: сравнительно-морфологический анализ плодов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 4. С. 106—111.
- Байков К. С. Положение сибирских видов в системе рода *Euphorbia* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 6. С. 122—128.
- Байков К. С. Семейство *Euphorbiaceae* — Молочайные // Флора Сибири. *Geraniaceae* — *Cornaceae*. Т. 10. Новосибирск, 1996. С. 38—58.
- Байков К. С. К систематике *Euphorbia altaica* С. А. Мей.: анализ листовых рядов // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, 1997. Вып. 3. С. 3—7.
- Данилов М. П. Сем. 49. *Euphorbiaceae* Juss. — Молочайные // Определитель растений Тувинской АССР. Новосибирск, 1994. С. 116—118.
- Красноборов И. М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск, 1976. 379 с.
- Крылов П. Н. Сем. 61. *Euphorbiaceae*. Молочайные // Флора Западной Сибири. Вып. 8. *Geraniaceae* — *Cornaceae*. Томск, 1935. С. 1859—1882.
- Ложкарева Л. Н. Семейство *Euphorbiaceae* Молочайные // Флора Красноярского края. Вып. 7-8. Томск, 1977. С. 11—14.
- Малышев Л. И. Высокогорная флора Восточного Саяна. М.; Л., 1965. 368 с.
- Малышев Л. И., Пешкова Г. А. Особенности и генезис флоры Сибири (Прибайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 265 с.
- Мартыанов Н. М. Флора Южного Енисея // Ежегодник Гос. музея им. Мартыанова. Минусинск, 1923. Т. 1. Вып. 2. С. 1—162.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 223 с.

- Назимова Д. И. Принципы лесорастительного районирования горных территорий (на примере Западного Саяна) // Типы лесов Сибири. Красноярск, 1969. Вып. 2. С. 101—120.
- Поликарпов Н. П., Чебакова Н. М., Назимова Д. И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск, 1986. 224 с.
- Проханов Я. И. Род Молочай — *Euphorbia* L. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 14. С. 304—495.
- Ревушкин А. С. Высокогорная флора Алтая. Томск, 1988. 318 с.
- Степанов Н. В. Флорогенетический анализ (на примере северо-восточной части Западного Саяна). Ч. 1: Ключ для определения семейств и конспект флоры. Красноярск, 1994. 108 с.
- Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.
- Толмачев А. И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск, 1986. 195 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.
- Черепнин Л. М. Флора южной части Красноярского края. Вып. 4 // Учен. зап. Красноярск. пед. ин-та. Красноярск, 1963. Т. 24. Вып. 4. С. 3—270.
- Шауло Д. Н. Флора Куртушибинского хребта (Зап. Саян): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1983. 19 с.
- Шумилова Л. В. Фитогеография. Томск, 1979. 238 с.
- Boissier E. *Euphorbia* L. // De Candolle A. P. Prodrum systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1862. Pars 15. Sect. 2. P. 7—186.
- Ledebour C. F. *Euphorbia altaica* // Icones plantarum novarum vel imperfecte cognitarum, florum rossicam, imprimis altaicam, illustrantes. Cent. 2. Vol. 2. Rigae; Londini; Parisiis; Argenturati, 1830. Tab. 191.
- Ledebour C. F. Flora Rossica sive Enumeratio plantarum in totius Imperii Rossici provinciis europaeis, asiaticis et americanis hucusque observatarum. Vol. 3. P. 2. Pars 10. Stuttgart, 1850. P. 493—684.
- Ledebour C. F., Meyer C. A., Bunge A. Flora altaica. T. 4. Berolini, 1833. 336 p.
- Printz H. The vegetation of the Siberian-Mongolian Frontiers (The Sayansk region). Trondhjem, 1921. 458 p.

Красноярский государственный университет

Получено 16 VI 1999

SUMMARY

Morphological and ecological specific features show the difference of endemic *Euphorbia ambukensis* from a relative species (*E. altaica*). New data on the location of *E. kirimzjulica* in the mountain taiga zone of West Sayan are presented.

УДК 581.55(470.32)

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 3

© А. Я. Григорьевская, А. В. Бережной, В. Н. Двуреченский

ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЕЛИКТОВЫХ КОМПЛЕКСОВ ЮГА СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

A. Ya. GRIGORJEVSKAYA, A. V. BEREZHNOY, V. N. DVURECHENSKIY. ECOLOGICAL-PHYTOCENOLOGICAL FEATURES OF THE SOUTH RELICT COMPLEXES OF THE MIDDLE RUSSIAN HIGHLANDS

На основании полевых наблюдений дана современная эколого-фитоценологическая обстановка наиболее интересных реликтовых комплексов юга Среднерусской возвышенности — «меловых боров», нагорных березняков, байрачных лесов и разнообразных степей. Приведены конкретные описания ботанических объектов региона. Подчеркнута гетерохронность реликтовых комплексов, их четкая приуроченность к разнообразным экотонам, сделан вывод о создании специального заповедника реликтовой растительности.

Ключевые слова: Среднерусская возвышенность, реликтовые комплексы.

Отроги Среднерусской возвышенности, расположенные в лесостепной и степной природных зонах, выделяются на фоне остальных территорий юга Русской равнины

чрезвычайным ландшафтным разнообразием реликтовых комплексов.¹ Их общая географическая характеристика достаточно полно приводится в сравнительно недавно опубликованной специальной монографии (Экология..., 1994). Однако фитоценогическая обстановка для большинства характеризруемых реликтовых комплексов — «меловых боров», нагорных березняков, байрачных дубрав, петрофитных степей и г. д. — в этой монографии дана несколько схематично. Вместе с тем в последние 5—6 лет авторами данной статьи было проведено полевое обследование реликтовых комплексов юга Среднерусской возвышенности, в результате которого появились новые данные экологического и фитоценогического характера.

Цель работы — установление современного фитоценогического и экологического состояния основных реликтовых комплексов юга Русской равнины. Постановка данной задачи связана с возросшим действием техногенеза на их структуру в настоящее время, так как большая часть этих урочищ была обследована в период ограниченного воздействия человека.

При изучении фитоценогических особенностей реликтовых комплексов применялась методика полевых геоботанических описаний сообществ (Камышев, 1966, 1970). Оценка экологического состояния основывалась на методах ландшафтного профилирования и крупномасштабного картографирования. Район исследования охватывал в основном территории Белгородской и Воронежской областей, а также сопредельные территории Украины.

Это позволило дать детальную характеристику реликтовых комплексов в фитоценогическом плане на уровне ассоциации. Экологическая оценка включала еще и такие параметры характеристик биоценоза, как температурный режим, характер микро рельефа, особенности почвенного покрова, а в некоторых случаях типоморфные элементы.

В частности, реликтовым комплексам биотического плана («сниженные альпы», тимьянники, иссопники, беловойлочнополынные и др.) присуща хорошо выраженная гетерохронность, связанная с последовательным вхождением в их состав в ходе эволюции тех или иных компонентов. Подобная особенность присуща современным фитоценозам, а из реликтовых отмечалась ранее только для «сниженных альп» (Голицын, 1965).

«Горные меловые боры» — эталон реликтовых комплексов юга Русской равнины. Они представляют собой субори меловых коренных склонов речных долин этого региона. В их составе числятся редкие и реликтовые кальцефитные элементы флоры. Особенности их природы запечатлены Д. И. Литвиновым (1891), В. Н. Сукачевым (1902), В. И. Талиевым (1904, 1905), Б. М. Козо-Полянским (1931), Ф. Н. Мильковым (1959) и др. Однако до настоящего времени нет ясного представления о видовой самостоятельности *Pinus cretacea* Kalenicz., хотя в этом направлении предпринимались специальные исследования (Доронин, 1960). Большинство авторов рассматривают этот вид как экологическую разновидность *Pinus sylvestris* L.,² адаптированную к каменистым грунтам. Помимо уже известных морфологических особенностей *P. cretacea* (длина хвои, форма и размер шишек) следует назвать еще и высокую приживаемость саженцев и их сравнительно быстрый рост в экстремальных условиях каменистых субстратов, более светлую окраску хвои, вызываемую повышенным световым альбедо на обнаженных мелах, мощную корневую систему, зачастую превышающую по своей длине высоту самого дерева. Основная особенность «горных боров» — это приуроченность их к более высокому ландшафтному ярусу с совершенно иной, чем в пределах песчаных надпойменных террас, геолого-геоморфологической, геохимической, микроклиматической, гидрологической спецификой эко-

¹ Научная полемика о содержании понятия «реликт» длится уже более двух столетий и давно переросла рамки ботанической литературы. В данной статье авторы исходят только из общего понятия «relictum» — остаток.

² Латинские названия растений за некоторым исключением приводятся по сводке С. К. Черепанова (1995).

топов, другой фитоценотической структурой сообществ и оригинальной свитой различных жизненных форм растений.

Остатки «меловых боров» уцелели в 8 пунктах Среднерусской возвышенности. Из них в Белгородской обл. в Шебекинском р-не числится 6: Бекарюковский, Стенки-Изгорье, Логовской, Крапивенский, Дмитриевский, Архангельский, а в Воронежской обл. — 2: Мордва в Острогожском р-не и Сосны в Подгоренском р-не.

В целом флора «меловых боров» юга Среднерусской возвышенности насчитывает 630 видов. Жизненные формы распределились следующим образом: древесные и полудревесные виды — 50 (7.9 %), многолетние травы — 435 (69.1 %), однолетние и двулетние — 145 (23 %). На долю сорных и рудеральных приходится 69 видов (10.9 %).

Предварительное изучение растительного покрова Бекарюковского бора, расположенного у с. Маломихайловка Шебекинского р-на Белгородской обл. (общая площадь 236 га, из них собственно «меловой бор» занимает около 90 га), показывает значительное его изменение по сравнению с данными В. Н. Сукачева (1902). В формации *Pinus cretacea* площадь 180-летних насаждений насчитывает 25 га, 70-летних — 4, 50-летних — 26, 30-летних — 17 га. Сопутствуют виды: *Pinus pallasiana* D. Don. (7 га), *Acer platanoides* L. (2.2 га), *Ulmus glabra* Huds. (2 га), *Caragana arborescens* Lam. (9.1 га). Отмечена одна особь *Pinus sibirica* Du Tour. Из 385 видов высших растений насчитывается древесных и полудревесных — 39 (10.1 %), многолетних трав — 242 (62.7 %), однолетников и двулетников — 105 (27.2 %). Значительную долю во флоре Бекарюковского бора составляют сорные и рудеральные растения — 37 видов (9.6 %). Они растут по нарушенным местам, эродированным склонам, опушкам, вблизи дорог и т. д. Не отмечены нами в Бекарюковском бору и растения, включенные в «Красную книгу СССР» (1984): *Daphne sophia* Kalenicz., *Artemisia hololeuca* Bieb. ex Bess., *Schivereckia podolica* (Bess.) Andr. ex DC., *Scrophularia cretacea* Fish. ex Spreng и др. (Григорьевская, 1995). Вмешательство человека в сложившееся сообщество трудно оценить однозначно, однако ясно, что оно вызвало его коренную перестройку.

Верный спутник «меловых боров» *Daphne sophia* (Красная., 1984) уцелел только в 12 местонахождениях (из 18 ранее известных), причем в некоторых из них сейчас уже нет сосны меловой (Мильков, Бережной, 1990; Бережной, Мильков, 1994; Двуреченский, 1994а; Мельник, 1995). *D. sophia* числится среди 65 видов особо охраняемых растений на территории России (Белоусова и др., 1979). Другими надежными спутниками «меловых боров» являются представители сем. *Orchidaceae*: *Cephalanthera rubra* (L.) Rich., *Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Bess. и в несколько меньшей степени *Cypripedium calceolus* L., *Listera ovata* (L.) R. Br., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *Orchis coriophora* L., *O. militaris* L.

Нагорные березняки по своей научной ценности не уступают «меловым борам», но долгое время находились как бы в их «тени» (Крашенинников, 1939; Никитин, 1957; Мильков, 1959; Камышев, Хмелев, 1976; Кунаева, Попова, 1987; Двуреченский, 1994б).

В палеогеографическом плане нагорные березняки представляют собой сообщества древних лесов — остатки сосново-лиственнично-березовой лесостепи, широко распространенной на юге Русской равнины в период донского оледенения. Уцелевшие их фрагменты занимают небольшие площади (не более 2—3 га) и приурочены к средним частям коренных склонов речных долин Дона, Потудани, Черной Калитвы и других рек региона.

Наиболее интересными в Воронежской обл. являются урочище «Сосны» в Россошанском р-не (включает элемент кавказской флоры — *Betula litwinowii* Doluch.), «Ореховое» в окрестностях с. Дерезовка Верхнемамонского р-на (единственное местонахождение *Botrychium lunaria* (L.) Sw.), «Дивногорье» в Лискинском р-не, «Мордва» в Острогожском р-не у одного из остатков векового «мелового бора», «Забегги» и «Кошарное» в Ольховатском р-не (на северном пределе распространения находится *Crocus reticulatus* Stev. ex Adam) и березняки Богучарского р-на. Каждый из них

характеризуется своей спецификой ландшафта и особой структурой растительных сообществ. Располагаясь среди лесостепных тимьянников, «сниженных альп», степных иссопников, беловойлочнополынных, ромашников, терескенников, они доказывают свою древность высокой степенью эндемизма и гетерохронностью отдельных элементов флоры. Эндемитами флоры березняков Среднего Дона выступают *Genista tanaitica* P. Smirn., *Festuca cretacea* T. Pop. et Prosk., эндемиками мелов юга Русской равнины — *Linum ucranicum* Czern., *Clematis flammula* L. К реликтам межледниковья относятся *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, *Carex pediformis* C. A. Mey., *Polygala sibirica* L. (Кунаева, Попова, 1987). Флора березняков насчитывает 328 видов высших растений.

Современные нагорные березняки меловых склонов следует рассматривать как изоляты с присущим им флорогенезом, что хорошо заметно в наличии популяционных признаков растений. Фрагменты березняков — прекрасные объекты для анатомо-морфолого-генетических исследований и установления фенотипических признаков популяций. В урочище «Ореховое», например, среди куртин доминанта *Betula pendula* Roth (из группы *B. alba* L.) имеются особи с нехарактерной для него формой, цветом и опушением листьев снизу по жилкам. Кроме всего прочего, каждый из изолятов несет свой набор редких эндемичных растений на границах их ареалов. В системе растительных сообществ юга Среднерусской возвышенности нагорные березняки выступают как достаточно замкнутые группировки, вместе с тем в своей совокупности не повторяют, а органически дополняют друг друга.

Типичным в этом отношении является урочище «Забег», расположенное юго-восточнее с. Красный Курган Ольховатского р-на. Нагорный березняк приурочен к крутому (до 15°) балочному склону и находится в окружении дубового леса. Доминантом 1-го яруса выступает *Betula pendula* с высотой до 18 м, диаметром стволов от 15 до 30 см. Сомкнутость крон достигает 40 %. Плотность древостоя 17 деревьев на 100 м². 2-й ярус с максимальной высотой до 8 м составляют *Pyrus communis* L. и *Cerasus fruticosa* Pall. В травянистом покрове отмечаются *Clematis integrifolia* L., *Aconitum lasiostomum* Reichenb., *Inula helenium* L., *Dictamnus gymnostylis* Stev. Общее проективное покрытие 80 %. Опушки березняков на склонах южной экспозиции заняты типчаково-ковыльными сообществами с богатым набором редких растений (*Stipa ucrainica* P. Smirn., *S. zaleskii* Wilensky, *Carex humilis* Leys., *Clematis flammula*, *Polygala sibirica*, *Bellevalia sarmatica* (Georgi) Woronow). Ранней весной опушки дубрав и березняков покрыты обильно цветущим *Crocus reticulatus*, занесенным в «Красную книгу РСФСР» (1988).

Байрачные дубравы юга Среднерусской возвышенности приурочены к верховьям густо развитой овражно-балочной сети. Они покрывают ее тальвеги, склоны и вершины, а в отдельных местах выходят даже на приречные участки междуречных плато.

По мнению М. М. Вересина (1990), байрачные леса в степи и южной лесостепи выступают в качестве исходной лесной формации. Генетически они связаны с растительностью Кавказа, Карпат и Донецкого края, что хорошо подтверждается феноритмами и наличием общих географических элементов флоры (Камышев, Хмелев, 1976). Приуроченность древесной растительности в степной зоне к овражно-балочной сети в условиях дефицита влаги хорошо объясняется защитным действием балочных рефугиумов от иссушающих ветров, а также чрезвычайным разнообразием в их пределах экотопов с особым инсоляционным и водносолевым режимом.

Как правило, в условиях степной зоны на склонах южной экспозиции господствуют дубравы звездчатковые и волосистоосоковые. Они представляют собой низкорослые (до 12 м) чистые насаждения из *Quercus robur* с редкой примесью *Tilia cordata* Mill., *Ulmus minor* Mill. Бонитет 1-го яруса едва достигает IV—V класса, а в слабовыраженном подросте ведущую роль играют *Acer tataricum* L. и *Euonymus verrucosa*.

Склоны северной экспозиции и тальвеги балок заняты более мезофитными байрачными дубравами, достигающими 25-метровой высоты, с диаметром ствола

30—35 см. Наряду с эдификатором *Quercus robur* в 1-м ярусе отмечаются *Fraxinus excelsior* L. и *Populus tremula* L. Бонитет заметно выше — III. В травяном покрове возрастает удельный вес мезофитов — *Aegopodium podagraria* L., *Urtica dioica* L. и др. Обязательными компонентами южных байрачных дубрав среди древесных пород 2-го, а иногда и 1-го ярусов являются *Pyrus communis* и *Malus sylvestris* Mill. Несмотря на достаточно суровые экологические условия (дефицит влаги, засоленность почв и др.), флора байрачных дубрав насчитывает 318 видов с включением южных и северных географических элементов, что помогает расшифровке истории формирования флоры Центральной Европы.

Классическим, на наш взгляд, примером южного варианта байрачных дубрав является урочище в 1.5 км к северо-западу от с. Титаревка Кантемировского р-на Воронежской обл. Дубрава занимает покатый балочный склон и имеет порослевое происхождение. Доминантом 1-го яруса выступает *Quercus robur* (стволы до 15 м выс. и 25—40 см в диам.). Наряду с ним в этом ярусе отмечаются *Tilia cordata*, *Ulmus carpinifolia*, *Fraxinus excelsior*, *Betula pendula*. 2-й ярус образован *Acer tataricum* (покрытие 15 %) в сочетании с *Pyrus communis*, *Malus sylvestris*, *Crataegus curvisepala* Lindm., *Euonymus verrucosa*. Травяной покров 3-го яруса сложен *Stellaria graminea* (покрытие до 10 %) с сопутствующими видами *Aristolochia clematitis* L., *Polygonatum multiflorum* (L.) All. и др. Дубрава сильно поражена дубовой зеленой листоверткой, что объясняет ее ослабленное состояние.

Степи юга Русской равнины испытали сильное влияние хозяйственной деятельности человека и давно перешли в разряд антропогенных реликтовых сообществ. В последние годы в связи с постановкой проблемы сохранения степей Евразии повышенное внимание привлекают луговые, красочноковыльные и кальцефитные степи Черноземного региона. Последние 2 типа степей на юге Среднерусской возвышенности выступают резерватами флористического генофонда. Всего во флоре степей насчитывается 450 видов, среди них значителен удельный вес редких и реликтовых.

Уникальным комплексным эталоном степей этого региона является урочище «Волчий лог» в Острогжском р-не Воронежской обл. в зоне контакта степного и лесостепного комплексов растительности. Здесь на небольшой площади можно наблюдать и зональные, и региональные особенности структуры растительных сообществ Черноземья. «Волчий лог» — одно из немногих мест, где на незначительном расстоянии (200—250 м) на склонах северной экспозиции располагаются луговые степи, а на склонах южной — ковыльные. Флора степей «Волчьего лога» на площади около 6 га насчитывает 420 видов. Здесь в тесном соседстве произрастают представители флоры Сибири, Казахстана и Средиземноморья.

На склонах южной экспозиции балки «Волчий лог» лессинговоковыльные степи чередуются с тырсовыми и перистоковыльными (*Stipa pennata*). Нередко в сообществах доминируют *Stipa dasyphylla* (Lindem.) Trautv., *S. pulcherrima* C. Koch, *S. zaleskii* (занесены в «Красную книгу РСФСР» (1988)). Эти склоны, на которых можно одновременно наблюдать такое количество ковылей в сочетании с красочным разнотравьем и фрагментами пионовой степи, являются, по-видимому, последними участками бывших степей Черноземного края.

Уместно в этой связи вспомнить тот значительный резонанс в ботанической литературе, который получило открытие в 1928 г. Н. Ф. Комаровым (1931) целинных участков лессинговоковыльных степей в Богучарском р-не Воронежской обл. в окрестностях с. Хрипун в 150 км южнее «Волчьего лога». Высказанная Комаровым мысль о том, что северная граница лессинговоковыльных степей может проходить гораздо севернее найденных им участков, оказалась пророческой.

Луговые и ковыльные степи «Волчьего лога» особенно красочны во вторую половину весны. В это время (14 IV 1991) аспекты сиреневого оттенка дает средиземноморский реликт *Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng. (Красная... 1988). На 1 м² здесь насчитывается 30 цветущих и 23 вегетирующих растения, встречаются особи с белой окраской венчика. Для популяции *Fritillaria ruthenica* Wikstr. также характерна необычная темно-бурая, красноватая или светло-зеленоватая окраска венчиков. На 1 м² произрастают 15 генеративных особей этого растения. Желтый аспект дают *Adonis vernalis* L., *A. wolgensis* Stev. и *Astragalus pubiflorus* DC. на склонах южной и юго-восточной экспозиций (9 V 1991); на склонах

северных экспозиций бордовый аспект дает обильно цветущий *Paeonia tenuifolia* L. (9 IV 1989) (Красная..., 1984). В «Волчьем логу» находится самая большая популяция этого вида в Воронежской обл.: куртины пиона достигают размеров 150 × 200 м, проективное покрытие 95 %, отдельные особи достигают 2.5 м в диам., 86 см выс. На 100 м² насчитывается 163 особи, а на 1 м² — максимум 12. Количество побегов в одной особи колеблется от 6 до 14, на генеративном побеге бывает от 4 до 9 соцветий. Одновременно цветут *Ornithogalum kohii* Parl. и *Bellevalia sarmatica* — эндемик бассейна среднего Дона и Северного Донца (Красная..., 1988).

На склонах южной экспозиции встречаются фрагменты степей с доминированием *Crinitaria villosa* (L.) Grossh., на северной — выделяются участки степей с доминированием *Helictotrichon desertorum*, *H. pubescens* (Huds.) Pilg., *H. schellianum* (Hack.) Kitag. По всей площади урочища произрастают представители северных и южных элементов флоры: *Phlomis pungens* Willd., *Salvia aethiopis* L., *Clematis integrifolia* и *C. flammula*, *Goniolimon tataricum* (L.) Boiss. Хорошо заметны темно-зеленые участки с *Artemisia armeniaca* Lam., сизые — с *A. sericea* Web. ex Stechm., среди них обильно цветущие синие *Campanula altaica* Ledeb., белые *Filipendula vulgaris* Moench, алые *Geranium sanguineum* L., к которым в июне (26 VI 1988) присоединяются цветущие *Ajuga laxmannii* (L.) Benth., *Astragalus testiculatus* Pall., *Pedicularis kaufmannii* Pinzg., *Nepeta pannonica* L., *Crepis pannonica* (Jacq.) C. Koch, *Caragana frutex* (L.) C. Koch.

Петрофитные (кальцефитные) степи юга Среднерусской возвышенности наиболее насыщены эндемичными, редкими и реликтовыми видами. Их разнообразные варианты: «сниженные альпы», меловые тимьянники, иссопники, беловойлочнопопынники и другие с присущим каждому индивидуальным набором фитоценозов и видов разных географических зон — являются важными источниками познания генезиса растительности юга Русской равнины. Флора кальцефитных степей насчитывает 376 видов растений.

Одним из наиболее оригинальных ландшафтов, проливающих свет на историю формирования петрофитных степей, является Бело-Айдарский комплекс оригинальной флоры иссопников. В роли доминанта среди иссопников и беловойлочнопопынников в этом комплексе выступает *Hedysarum ucrainicum* Kaschm. — узкий эндемик бассейна р. Северский Донец, имеющий неогеновый возраст (Красная..., 1988).

Впервые он был открыт в 1904 г. Б. Ф. Кашменским у хутора Гаврилова на р. Айдар и у с. Ново-Беленькая на р. Белой (Голицын, 1965). Ареал *H. ucrainicum* и сейчас остается стабильным; вид отмечен у с. Пшеничного на р. Овчинной, по правобережью р. Белой до г. Белолуцка и по правобережью р. Айдар от с. Фомин до с. Ровеньки (в 7 км к северо-западу от с. Кулаки), затем у хутора Гаврилова. Меловые склоны р. Айдар у с. Нагольного почти сплошь покрыты его зарослями. Эти местонахождения изучались С. В. Голицыным (1965) и продолжают оставаться в поле зрения исследователей до настоящего времени. Везде вид приурочен к меловым склонам разных экспозиций, чаще к средним и выположенным подножным частям склонов, где спутниками являются *Artemisia hololeuca* Bieb. ex Bess., *A. salsoloides* Willd., *Hyssopus cretaceus* Dubjan., *Matthiola fragrans* Bunge, *Lepidium meyeri* Claus, *Thymus cretaceus* Klok. et Schost., числящиеся в «Красной книге РСФСР» (1988).

В копеечниковых сообществах бассейна р. Айдар отсутствует *Artemisia salsoloides*. Наиболее насыщены растениями «флоры иссопа» меловые склоны у с. Кулаки бассейна р. Лозовой, р. Нагольной в Белгородской обл. и р. Белой в пределах Украины.

Hedysarum ucrainicum считается выходцем из Сибири, и его возможное появление в южнорусских кальцефитных степях датируется неогеновым временем (Голицын, 1965). Комплексный анализ истории формирования ареала *H. ucrainicum* и меловых иссопников дает основание предположить, что «юг Среднерусской возвышенности на стыке с Донбассом был одним из центров зарождения меловой растительности в третичное время» (Абрамова и др., 1969 : 46).

Выводы

1. Процесс выживания и формирования реликтов происходил не только в узко локальных рефугиумах (Донецкий край, Северо-Донской реликтовый район и т. п.), имеющих достаточно высокий таксономический ранг (хорошо обособленная форма рельефа, отдельный физико-географический район и т. п.), но и в контрастных

экотонах, возникающих в местах интенсивного массоэнергообмена (склоны, водно-береговой, опущенный и другие комплексы) и повсеместно рассеянных по территории лесостепи и степи.

2. На юге Среднерусской возвышенности необходимо создание специального заповедника кластерного типа для охраны реликтовых комплексов с ведущей ролью флористической составляющей. Его ядром мог бы стать Бекарюковский бор, а в состав включены нагорные березняки, байрачные леса и остатки разнообразных степей.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 98-05-64987).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамова Т. И., Голицын С. В., Григорьевская А. Я. К вопросу о размещении меловой растительности в Ростовской области // Вопросы ландшафтной географии. Воронеж, 1969. С. 42—48.
- Белоусова Л. С., Денисова Л. В., Никитина С. В. Редкие растения СССР. М., 1979. 216 с.
- Бережной А. В., Мильков Ф. Н. Волчегородник Софии на юге Среднерусской возвышенности // Экология реликтовых ландшафтов Среднерусской лесостепи. Воронеж, 1994. С. 75—84.
- Вересин М. М. Дубравы // Междуречные ландшафты Среднерусской лесостепи. Воронеж, 1990. С. 119—152.
- Голицын С. В. «Сниженные альпы» и меловые ископники Среднерусской возвышенности: Докл. о работах, представленных на соискание ученой степени канд. биол. наук. Воронеж, 1965. 16 с.
- Григорьевская А. Я. Растительный покров уникальных реликтовых лесов Центрально-Черноземного региона // Проблема сохранения разнообразия природы степных и лесостепных регионов. М., 1995. С. 98—100.
- Двуреченский В. Н. Меловые боры // Экология реликтовых ландшафтов Среднерусской лесостепи. Воронеж, 1994а. С. 92—102.
- Двуреченский В. Н. Нагорные березняки // Там же. 1994б. С. 102—110.
- Доронин Ю. А. Остатки мелового бора в урочище «Стенки-Изгорье» и его значение // Тр. Воронеж. обл. краеведческого музея. Воронеж, 1960. Вып. 1. С. 94—100.
- Камышев Н. С. Принципы установления наименования и выделения в природе растительных ассоциаций // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 10. С. 1391—1400.
- Камышев Н. С. Методика изучения сорно-полевой флоры и растительности // Изв. Воронеж. пед. ин-та. Воронеж, 1970. Т. 112. С. 52—65.
- Камышев Н. С., Хмелев К. Ф. Растительный покров Воронежской области и его охрана. Воронеж, 1976. 179 с.
- Козо-Полянский Б. М. В стране живых ископаемых. М., 1931. 184 с.
- Комаров Н. Ф. Хрипунская степь // 25 лет научно-педагогической и общественной деятельности академика Б. А. Келлера. Воронеж, 1931. С. 321—334.
- Красная книга СССР. М., 1984. 479 с.
- Красная книга РСФСР. М., 1988. 590 с.
- Крашенинников И. М. Основные пути развития растительности южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене // Сов. ботаника. 1939. № 6-7. С. 117—145.
- Кунаева Т. Н., Попова Н. Н. К изучению нагорных березняков Воронежской области // Растительный покров Центрального Черноземья и его охрана. Воронеж, 1987. С. 70—77.
- Литвинов Д. И. Геоботанические заметки о флоре Европейской России // Бюл. МОИП. 1891. Т. 4. С. 322—334.
- Мельник В. И. Эколого-ценотические закономерности распространения *Daphne sophia* (Thymelaeaceae) в реликтовых местообитаниях // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 3. С. 46—51.
- Мильков Ф. Н. Загадки меловых боров. М., 1959. 32 с.
- Мильков Ф. Н., Бережной А. В. Волчегородник Софии на юге Среднерусской возвышенности // Географические аспекты охраны природы. Воронеж, 1990. С. 53—65.
- <п>Никитин Н. А. Плиоценовые и четвертичные флоры Воронежской области. М.; Л., 1957. 206 с.
- Сукачев В. Н. О болотной и меловой растительности Юго-Восточной части Курской губернии // Тр. О-ва испыт. природы при Харьков. ун-те. 1902. Т. 37. С. 227—257.

Талиев В. И. Растительность меловых обнажений южной России // Тр. О-ва испыт. природы при Харьков. ун-те. 1904. Т. 39. Вып. 1. С. 81—238.

Талиев В. И. Растительность меловых обнажений южной России // Тр. О-ва испыт. природы при Харьков. ун-те. 1905. Т. 40. Вып. 2. С. 152—232.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Экология реликтовых ландшафтов Среднерусской лесостепи. Воронеж, 1994. 240 с.

Воронежский государственный университет

Получено 29 V 1998

SUMMARY

The current ecological-phytocoenotical features of the most interesting south complexes of the Middle Russian Highlands have been investigated. Cretaceous pine forests, ravine oak wood and different kinds of steppes have been also studied. Detailed descriptions of regional botanical objects have been given. Heterochronous nature of relict complexes, their location in different habitats lead to the conclusion that the special relict vegetation reserve should be established here.

УДК 581.55 (252.6) (470.11/25) : 0.05

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 3

© В. А. Смагин

АССОЦИАЦИИ ЛЕСНЫХ БОЛОТ КЛАССА VACCINIETEA ULIGINOSI НА СЕВЕРЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

V. A. SMAGIN. ASSOCIATIONS OF WOODED BOGS (CLASS VACCINIETEA ULIGINOSI)
ON THE NORTH OF EUROPEAN RUSSIA

Проведена классификация лесных болот со сфагновыми мхами, относящихся, согласно эколого-флористической классификации, к классу *Vaccinietea uliginosi* Tx. 55, выделяемому по наложению диагностических блоков классов *Vaccinio-Piceetea* и *Oxycocco-Sphagnetea*. Установлено 5 ассоциаций.

Ключевые слова: классификация, болота, Русский Север, класс *Vaccinietea uliginosi*.

Лесные болота севера Европейской России отличаются от таковых северо-запада России по ряду специфических черт и прежде всего по набору растительных сообществ, по их флористическому составу и структуре. Исследованием охвачен обширный регион от Мурманской обл. на западе до западных предгорий Урала на востоке, от юго-западной части Вологодской обл. до северо-восточной части Республики Коми. По мере движения на север и восток отличия болотной растительности от описанной на северо-западе становятся все заметнее. Особенно это касается лесных болот.

Восточная часть Европейской России наряду с Полесьем является областью наибольшего распространения лесных болот — сосновых, сосново-березовых, березовых и еловых. Болота с елью — это специфические сообщества востока Европейской России, отсутствующие в более западных регионах. В литературе описания таких сообществ для Пермской обл. даны М. М. Даниловой (1964) и А. А. Генкелем (1974). Сосновые и березовые ассоциации были описаны нами (Смагин, 1988, 1991, 1993; Боч, Смагин, 1993) для болот северо-запада, но здесь они имеют ряд специфических черт. В Западной Европе лесные болота практически отсутствуют. При классификации болотной растительности севера Европейской России, как и ранее для растительности болот северо-запада, взята за основу эколого-флористическая классификация.

Класс *Vaccinietea uliginosi* представлен одним порядком *Vaccinietalia uliginosi*, включающим в себя 2 союза: *Ledo-Pinion* Tx. 55 и *Betulion pubescentis* Tx. 55.

Союз включает в себя сообщества сфагновых сосняков. Нами к нему отнесена и ассоциация олиготрофных болотных ельников.

Диагностические виды союза: *Vaccinium myrtillus*,¹ *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Carex globularis*, *Ledum palustre*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum strictum*, *Sphagnum angustifolium*.

Союз включает в себя 3 ассоциации: *Sphagno-Pinetum sylvestris*, *Pino sylvestris* – *Sphagnetum angustifolii*, *Betulo nanae* – *Piceetum obovatae*.

1. Acc. *Sphagno-Pinetum sylvestris* nom. nov. (табл. 1, 2; 2).

Синонимы: *Pinetum sphagnosum* Kaks 14, (*Vaccinio*) *uliginosi* – *Pinetum sylvestris* (Hueck 25) Kleist 29.

Диагностические виды: *Pinus sylvestris*, *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Carex globularis*, *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum angustifolium*. На болотах северо-запада диагностическим признаком ассоциации является отсутствие видов группы подбела: *Andromeda polifolia*, *Drosera rotundifolia*, *Sphagnum fuscum*, что отличает ее от асс. *Sphagnetum magno-pinosum* (Смагин, 1988). На болотах севера России этот признак тоже работает, но хуже, так как резкого разграничения по видовому составу ассоциаций здесь не отмечено. Диагностические виды различаются лишь по степени встречаемости и по проективному покрытию (табл. 1).

Морфология. Сообщества по ярусному строению аналогичны таковым на болотах северо-запада России (Смагин, 1993), имеют 2 доминантных яруса — древесный и моховой. В кустарничковом ярусе преобладают *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*, *Ledum palustre*; в моховом — *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*, *Pleurozium schreberi*, а на востоке Республики Коми — и не свойственный ассоциации на северо-западе *Sphagnum fuscum*.

Систематика, экология, география. Ассоциация представлена 10 описаниями, сделанными в западной части Вологодской обл., в Архангельской обл. и в Республике Коми.² В табл. 2 приведены данные о составе ассоциации по районам севера России в сравнении с ее составом на северо-западе России. Из табл. 2 видно, что по составу и количественным соотношениям основных компонентов сообществ существенных изменений внутри ассоциации по мере движения с запада на восток не происходит. Исключение представляют сообщества, описанные на востоке Республики Коми (Печеро-Илычский заповедник), где высоким постоянством и проективным покрытием отличаются нехарактерные для ассоциации на северо-западе виды — *Sphagnum fuscum*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustris*, *Drosera rotundifolia*. Эти сообщества выделены в отдельный вариант — *Sphagnum fuscum*. Всего в составе ассоциации отмечено 26 видов сосудистых растений и 20 — мхов; средний состав сообществ соответственно 12 и 7. Сообщества ассоциации, как и на болотах северо-запада, занимают склоновые, хорошо дренированные части болотных массивов или полностью покрывают небольшие болота. Мощность торфяной залежи, как правило, меньше 1 м, уровень воды залегает глубже 0.2 м.

Ассоциация обычна для болот таежной зоны, но не встречается в подзоне северной тайги.

¹ Номенклатура видов дана в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1995).

² Сравнительно небольшое число описаний (на северо-западе России за 12 лет работы их тоже сделано лишь 20) свидетельствует не о редкости, а об однообразии сообществ ассоциации. Во время маршрутных исследований болотной растительности в каждом из районов описывали типичные сообщества ассоциации, и если в ходе дальнейшего маршрута в данном районе не отмечалось существенного варьирования видового состава, состава доминантов или ярусного строения у этих сообществ, то тиражирования их описаний не проводилось. Поэтому небольшое число описаний дает представление о растительности, занимающей значительные площади на верховых болотах, но отличающейся однообразием. Описания равномерно распределены по всем частям рассматриваемого региона.

ТАБЛИЦА 1

Ассоциации растительности лесных болот севера Европейской России: 1 — *Betula nanae* — *Piceetum obovatae*; 2 — *Sphagno-Pinetum sylvestris*; 3 — *Pino sylvestris* — *Sphagnetum angustifolii* (а — субасс. *chamaedaphnetosum*, б — субасс. *callunetosum*); 4 — *Menyantho-Piceetum obovatae*; 5 — *Pino-Betulo pubescentis* — *Sphagnetum angustifolii* (а — субасс. *eriphoreto-fruticuletosum*, б — субасс. *menyanthetosum*, в — субасс. *naumburgietosum*)

Ассоциация	1	2	3		4	5		
Субассоциация			а	б		а	б	в
Древостой								
<i>Pinus sylvestris</i>		V9	V10	V10	IV1	V7	IV8	IV4
<i>Betula pubescens</i>	IV1	IV1	II+	II+	V3	V1	IV2	V6
<i>Picea obovata</i>	V9	III+	++	I+	V6	IV2	I+	III+
Вид								
Д. в. <i>Vaccinietea uliginosi</i>								
<i>Vaccinium myrtillus</i>	V2	V1	I+	II+	II+	IV+		++
<i>V. vitis-idaea</i>	V1	V1	II+	II+	V1	V1	I+	III+
<i>Carex globularis</i>	V2	IV1	II+	III1	I+	II+	II+	
<i>Pleurozium schreberi</i>	III2	V3	III+	III1	I+	IV1	II+	II+
<i>Polytrichum commune</i>	V3	II2	I+				II	I+
<i>P. strictum</i>	IV2	III1	III1	III1	I+	II+	III1	I+
<i>Aulacomnium palustre</i>	IV1	II+	II+	II+	IV1	II+	I+	III+
Д. в. <i>Vaccinietea uliginosi</i> <i>Oxycocco-Sphagnetea</i>								
<i>Vaccinium uliginosum</i>	IV1	V1	V1	V1	IV1	III1	IV1	II+
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	++	IV1	V1	I+	IV1	V2	V1	IV+
<i>Ledum palustre</i>	III+	V1	IV1	V1	III1	V1	III+	I+
<i>Eriophorum vaginatum</i>	II+	IV1	V1	V1		V1	IV1	I+
<i>Sphagnum angustifolium</i>	IV2	V4	V4	III3	III3	V4	IV4	III2
<i>S. magellanicum</i>	II+	IV4	V3	II1	II	V3	V2	II2
Д. в. <i>Oxycocco-Sphagnetea</i>								
<i>Oxycoccus palustris</i>		IV1	V1	II+	IV1	V1	V1	V1
<i>Andromeda polifolia</i>	II+	IV+	V1	V1	II+	III1	V1	II+
<i>Sphagnum fuscum</i>	II2	III1	III2	V5	II	III2		
<i>Betula nana</i>	V2	III+	III1	V1	III+	II+	IV1	++
<i>Empetrum nigrum</i> *	V2	II+	III1	V3	I+	III1	I+	I+
<i>Cladonia</i> sp.	II	III+	III+	V1		II+	I+	I+
Д. в. acc. 1, 4								
<i>Juniperus communis</i>	III1				II+			II+
<i>Rosa acicularis</i>	I+				II+			++
<i>Duschekia fruticosa</i>	I+							
Д. в. acc. 4, 5								
<i>Carex lasiocarpa</i>		++			I+	III1	IV1	III
<i>Menyanthes trifoliata</i>	++				IV3	III+	III1	IV2
<i>Equisetum fluviatile</i>					III1	II+	II+	V1
<i>Comarum palustre</i>	++				IV1		++	V2
Д. в. субасс. 5 в								
<i>Peucedanum palustre</i>								II+
<i>Naumburgia thyrsiflora</i>								II+
<i>Epilobium palustre</i>								II+
<i>Galium palustre</i>								IV1
<i>Calamagrostis neglecta</i>								I+
Д. в. субасс. 3 б								
<i>Calluna vulgaris</i>				V2				
Д. в. acc. <i>Cariceto-Piceetum obovatae</i>								
<i>Sphagnum warnstorffii</i>					II+			
<i>Carex cespitosa</i>					II2			

Примечание. * В подзоне северной тайги — *Empetrum hermaphroditum*. В табл. 1—4: Д. в. — диагностические виды; римские цифры — классы постоянства ($r < 5\%$, «+» — 5—10%; I — 10—20%, II — 20—40%, III — 40—60%, IV — 60—80%, V — >80%); арабские цифры — классы проективного покрытия («+» — <1%, 1 — 1—5%, 2 — 6—15%, 3 — 16—25%, 4 — 26—50%, 5 — >50%).

ТАБЛИЦА 2

Ассоциация *Sphagno-Pinetum sylvestris* на болотах севера Европейской России

Регион	СЗ	Вол		Арх		Коми ЮЗ		Коми В			
Год	1976—1990	1986	1986	1987	1988	1995	1995	1971	1972	1970	1971
№ описания ¹	Всего 20 оп.	62	183	90	144	3	35	5	99	1	22
Древостой											
<i>Pinus sylvestris</i>	V	8	10	8	9	10	10	10	5	10	10
<i>Betula pubescens</i>	V	2		2	+	+			2		+
<i>Picea obovata</i>	II				1	+			3		+
Сомкнутость		0.4	0.2	0.3	0.3	0.3	0.3	0.7	0.3	0.3	0.4
Подрост											
<i>Pinus sylvestris</i>	IV1		20			5		2	3		10
<i>Betula pubescens</i>	III1					+		+	1		5
<i>Picea obovata</i>	III	+	+	+		2		3	1	+	1
<i>Pinus sibirica</i>								+	2	+	
Вид											
Д. в. Vaccinietea uliginosi											
<i>Vaccinium myrtillus</i>	V3	15	5	+	3	20	15	3	15		5
<i>V. vitis-idaea</i>	V1	20	1	8	2	1	1	+	+	+	5
<i>Carex globularis</i>	II+	1	+			5	1	1	3		3
<i>Pleurozium schreberi</i>	V3	50	10	1	20	25	5		15	35	15
<i>Dicranum polysetum</i>	IV1	+							+		+
Д. в. Vaccinietea uliginosi											
Охycocco-Sphagnetea											
<i>Eriophorum vaginatum</i>	V1		15	3	+			8	+	5	+
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	IV1	10	3	20	3	8	3		2	5	5
<i>Ledum palustre</i>	V1	5	1	15	5	2	1		+		8
<i>Vaccinium uliginosum</i>	V2	30	15	1	2	12	25	2	8	5	5
<i>Sphagnum angustifolium</i>	IV4	10	85	70	35	60	85*	25	+	35	35
<i>S. magellanicum</i>	IV2		3	25	8			25	65	15	5
Д. в. Охycocco-Sphagnetea											
<i>Andromeda polifolia</i>				1			1	+	+	2	1
<i>Drosera rotundifolia</i>	++							+	+		
<i>Oxycoccus palustris</i>	III1		1	1				+	5	3	+
<i>O. microcarpus</i>	++							+	+		+
<i>Betula nana</i>	++				3			+	1	+	+
<i>Sphagnum fuscum</i>				1				20	2		15
Прочие виды											
<i>Rubus chamaemorus</i>	III2				5			10	12		3
<i>Empetrum nigrum</i>	III+				1		1				3
<i>Dactylorhiza maculata</i>										2	1
<i>Melampyrum pratense</i>	III+		1			3	+		1		+
<i>Polytrichum strictum</i>	III1						1	5	+	3	5
<i>Aulacomnium palustre</i>	II+									+	1
<i>Cladonia rangiferina</i>	I+		1	+	3				+	5	+
<i>C. arbuscula</i>	++	+	1	+	5					+	+
<i>C. stellaris</i>										2	

Примечание. Регионы: СЗ — северо-запад Европейской России, Вол — Вологодская обл., Арх — Архангельская обл., Коми ЮЗ — юго-запад Республики Коми, Коми В — восток Республики Коми. Кроме отмеченных в таблице видов в описаниях на севере Европейской России встречаются: *Sphagnum russowii* (оп. 62, 10 %), *S. capillifolium* (оп. 3, 10 %; оп. 1, +; оп. 99, +), *S. balticum* (оп. 144, 5 %; оп. 5, +), *S. papillosum* (оп. 5, 10 %), *Polytrichum commune* (оп. 62, +; оп. 144, 5 %), *Dicranum scoparium* (оп. 1, +), *Carex lasiocarpa* (оп. 1, +), *Deschampsia cespitosa* (оп. 22, +), *Sorbus sibirica* (оп. 22, +), *Equisetum sylvaticum* (оп. 22, +), *Linnaea borealis* (оп. 22, +), *Lycopodium annotinum* (оп. 22, 1 %), *Maianthemum bifolium* (оп. 22, +), *Cladonia elongata* (оп. 22, +; оп. 99, +). * — *Sphagnum russowii*. Для северо-запада России приведено общее число описаний.

2. Acc. *Betulo-nanae* – *Piceetum obovatae* ass. nov. (табл. 1, 1).

Сообщества этой ассоциации резко отличаются от сообществ других ассоциаций болотных ельников, которые будут рассмотрены ниже, по флористическому составу, местообитанию и местоположению. В их составе нет мезотрофных и евтрофных видов, характерных для других ассоциаций болотных ельников. Общими с ними (кроме доминанта древесного яруса — ели) являются кустарники — *Juniperus communis*, *Rosa acicularis*, *Duschekia fruticosa*. Ассоциация является самой северной не только среди болотных ельников, но и среди всех ассоциаций рассматриваемого класса. Она занимает самые бедные среди болотных ельников местообитания, являясь олиготрофной по своему характеру.

Диагностические виды: *Picea obovata*, *Betula nana*, *Vaccinium myrtillus*, *Empetrum hermaphroditum*, *Rubus chamaemorus*, *Carex globularis*, *Sphagnum russowii*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune* и *P. strictum*.

Морфология. Сообщества ассоциации имеют высокий (8—12 м), но малосомкнутый (0.1—0.3) древесный ярус, образованный исключительно елью или елью с небольшой примесью березы. Моховой ярус образуют *Sphagnum russowii*, *S. angustifolium*, *S. fuscum*, но главную роль играют зеленые мхи — *Polytrichum commune*, *P. strictum*, *Pleurozium schreberi*, *Aulacomnium palustre*. В ряде сообществ встречаются лишайники. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Vaccinium myrtillus*, *Empetrum hermaphroditum*, *Carex globularis*, *Rubus chamaemorus*. Для этой ассоциации характерен кустарниковый ярус, образованный *Betula nana*, в некоторых сообществах в его сложении участвуют *Juniperus communis* и *Duschekia fruticosa*.

Систематика, экология, география. Ассоциация представлена 12 описаниями, сделанными в лесотундровой зоне в северо-восточной части Республики Коми, в районе стационара Сивая Маска. Все описанные сообщества однообразны по флористическому составу и ярусному строению, и для выделения таксономических единиц внутри ассоциации нет оснований. Всего в составе ассоциации 35 видов сосудистых растений и 21 — мхов; среднее число видов соответственно 14 и 6. Ассоциация занимает окраинные прибрежные части бугристых и апа болот, располагаясь на неглубокой (0.5 м) торфяной залежи. По своему местообитанию она подобна *Sphagno-Pinetum sylvestris* за тем лишь исключением, что та встречается южнее и располагается по окраинам верховых сфагновых болот. По флористическому составу и строению нижних ярусов сообщества ассоциации близки ерниково-сфагновым сообществам болот лесотундры, которые будут рассмотрены нами в другой статье. Типовым описанием ассоциации является № 26 от 8 VII 1961. Древостой Е8Б2, h 8—15 м, сомкнутость 0.4; виды: *Betula nana* — проективное покрытие 15 %, *Juniperus communis* — 1, *Salix cinerea* — 1, *Vaccinium myrtillus* — 5, *V. vitis-idaea* — 2, *Empetrum hermaphroditum* — 5, *Rubus chamaemorus* — 5, *R. arcticus* — +, *Carex globularis* — 5, *Pleurozium schreberi* — 10, *Aulacomnium palustre* — 10, *Polytrichum commune* — 10, *Sphagnum angustifolium* — 25, *S. russowii* — 15, *Cladonia rangiferina* — 10, *C. arbuscula* — 1.

3. Acc. *Pino sylvestris* – *Sphagnetum angustifolii* nom. nov. (табл. 1, 3; 3).

Синонимы: *Sphagnetum magno-pinosum* Filatov et Yurev 13, *Spongion magno-pinosum* Аболин 14, *Pineto-angustifolii* – *Sphagnetum eriophoroso-lyoniosum* Корчагин 40, *Pineto-angustifolii* – *Sphagnetum nano-betuloso-lyoniosum* Корчагин 40, *Pinus sylvestris* – *Calluna vulgaris* – *Sphagnum angustifolium* ass. Osvald 23, *Sphagnetum magellanici boreale pinetosum* Jasn. 66, *Magellanici-Eriophoro-pinetum* Passarge, Hofman 68.

Диагностические виды: *Pinus sylvestris* f. *uliginosa*, f. *litvinowii*, *Andromeda polifolia*, *Drosera rotundifolia*, *Oxycoccus palustris*, *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*, *S. fuscum*. Важным диагностическим признаком, отличающим ассоциацию от асс. *Pino-Betulo pubescentis* – *Sphagnetum angustifolii*, является отсутствие мезотрофных видов *Carex lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata*, *Equisetum fluviatile* и ряда других. На болотах северо-запада России (Смагин, 1988, 1993) от сообществ *Sphag-*

ТАБЛИЦА 3

Ассоциация *Pino sylvestris* — *Sphagnetum angustifolii* на севере Европейской России

Субассоциация	а								б	
Вариант	А		Б			В			В	
Число описаний	57	6	56	3	2	14	6	9	30	7
Регион	СЗ	Вол-У	СЗ	Вол-БВ	Коми С	СЗ	Арх	Коми В	СЗ	Мур
Древостой										
<i>Pinus sylvestris</i>	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V
<i>Betula pubescens</i>										
<i>Picea obovata</i>										
Вид										
Д. в. <i>Vaccinietea uliginosi</i>										
<i>Vaccinium myrtillus</i>	I+		I+			++		III1	++	III+
<i>V. vitis-idaea</i>	II+	I+	II+		III+	I+	IV+	II+	I+	II+
<i>Carex globularis</i>	++		II+		III+	++	IV+	III1	I+	III1
<i>Pleurozium schreberi</i>	III1	I+	III1	III		II+	III+	V1	III1	III1
<i>Dicranum polysetum</i>	II+	I+	I+			++		I+	I+	
Д. в. <i>Vaccinietea uliginosi</i>										
<i>Oxycocco-Sphagnetea</i>										
<i>Vaccinium uliginosum</i>	IV1.	II1	IV1	V2	V1	III1	V2	V2	II+	V1
<i>Eriophorum vaginatum</i>	V2	V2	V1	V1	V1	V1	V2	V1	V1	V1
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	V2	V2	V1	V2	V1	V1	V2	V1	IV1	
<i>Ledum palustre</i>	IV1	V1	IV1	V1	V1	II+	IV1	III+	V1	V1
<i>Sphagnum angustifolium</i>	V4	V4	V4	V4	V4	IV4	V5	V4	V3	III2
<i>S. magellanicum</i>	V4	V4	V3	IV4	V3	V4	V3	V2	IV3	II
Д. в. <i>Oxycocco-Sphagnetea</i>										
<i>Andromeda polifolia</i>	IV1	III1	V1	V2	V1	IV1	V1	V2	V1	V1
<i>Drosera rotundifolia</i>	III+		III+		V1	IV+	IV+	I+	IV+	III+
<i>Sphagnum fuscum</i>	II1	III2	II3	IV4	V3	II2	IV2	II2	V4	V5
<i>Oxycoccus palustris</i>	V1	V1	V1	V1	V1	V1	V+	V1	IV1	II+
<i>O. microcarpus</i>	I+		II+		V+	++	IV+	IV+	III+	V1
Д. в. субасс. б										
<i>Calluna vulgaris</i>									V2	V1
<i>Lichenes sp.</i>	II+		II+						V1	V1
<i>Sphagnum rubellum</i>			r+						I+	I+
<i>S. nemoreum</i>	r+		r+						III	III1
Д. в. var.										
<i>Betula nana</i>						V2	V1	V1	V1	V1
<i>Rubus chamaemorus</i>			V2	V2	V+	IV2	V2	III1	V2	V2
<i>Empetrum nigrum (E. hermaphroditum)</i>	III1		IV1			V1	V2	III	V2	V2

Примечание. Субассоциации: а — *chamaedaphnetosum*, б — *callunetosum*; варианты: А — подтаежный, Б — южно-таежный, В — средне-северотаежный. Регионы: Вол-У — Устюжский р-н Вологодской обл., Вол-БВ — Белозерский и Вытегорский районы Вологодской обл.; Коми С — окрестности г. Сыктывкара, Республика Коми; остальные обозначения, как в табл. 1.

no-Pinetum sylvestris ее дифференцирует отсутствие видов группы черники — *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Carex globularis*, *Pleurozium schreberi*. Но по мере движения на север и восток этот признак работает все хуже (табл. 3). Эти виды и в составе *Pino sylvestris* — *Sphagnetum angustifolii* имеют достаточно высокие показатели постоянства и покрытия, особенно это относится к болотам восточной части Республики Коми.

Морфология. Ассоциация характеризуется наличием 2 доминантных ярусов — древесного и мохового. Первый образован сосной болотных форм и отличается малой высотой (4—6 м) и сомкнутостью (0.2). Моховой ярус сложен 3 видами сфагновых мхов: *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*, *S. fuscum*.

Систематика, экология, география. Ассоциация представлена 34 описаниями, сделанными в Мурманской, Архангельской, Вологодской областях и Республике Коми. Как и на северо-западе России (Смагин, 1988, 1993), она представлена 2 субассоциациями — *chamaedaphnetosum* и *callunetosum*, в свою очередь подразделенными на 3 географические расы — подтаежную, южно-таежную и средне-северотаежную. Рассматриваемый регион находится в пределах подзон средней и северной тайги, частично заходя в пределы южной тайги (юг Вологодской обл. и Республики Коми), подзона подтайги лежит южнее. Но сообщества, характерные для этой подзоны, встречаются и севернее — на болотах южной и средней тайги. В табл. 3 приведены данные об ассоциации в различных частях севера России в сравнении с полученными ранее для болот северо-запада. Видно, что большая часть описаний относится к континентальной субасс. *chamaedaphnetosum* (26 описаний), представленной всеми 3 географическими расами. К подтаежной расе (6 описаний) относятся все сообщества, описанные в Устюженском р-не Вологодской обл. (южная тайга). По видовому составу и строению они аналогичны сообществам расы, описанным на северо-западе, здесь еще более выражены южные признаки — отсутствует водяника. Южно-таежная раса представлена 5 описаниями, сделанными в Белозерском и Вытегорском районах Вологодской обл. (3) и в юго-западной части Республики Коми (2). Главными отличиями их от сообществ, описанных на северо-западе России, являются большее участие в образовании мохового яруса *Sphagnum fuscum* и отсутствие *Empetrum nigrum*. Средне-северотаежная раса представлена 14 описаниями, сделанными в Плисецком и Пинежском районах Архангельской обл. (6) и в Печеро-Ильчском заповеднике на востоке Республики Коми (9). Главным отличием этих сообществ от описанных на болотах северо-запада России служит уже упомянутое высокое постоянство и значительное проективное покрытие видов группы черники, характерных там для асс. *Sphagno-Pinetum sylvestris*. Высоким постоянством отличается и редко встречающийся на болотах северо-запада *Oxycoccus microcarpus*.

Субасс. *callunetosum* представлена 8 описаниями, большая часть которых (7) сделана в Мурманской обл. Эти описания относятся к средне-северотаежной расе. Отличительными чертами их служат полное господство в моховом ярусе *Sphagnum fuscum*, высокое постоянство *Oxycoccus microcarpus* и, наоборот, низкое — *O. palustris*. Отсутствует здесь *Chamaedaphne calyculata*. Еще одно сообщество встречено в Вытегорском р-не Вологодской обл. (средняя тайга), видовой состав которого, как ни странно, соответствует южной подтаежной расе.

Ассоциация располагается на склонах олиготрофных болот, как правило, на глубокой торфяной залежи (в Мурманской обл. — на маломощной залежи), уровень воды лежит ниже поверхности: –20—–30 см. Ассоциация характерна для таежной зоны, в подзоне северной тайги становится редкой и исчезает, в лесотундре ее нет.

Союз *Betulion pubescentis* Tx.55

К союзу относятся сообщества заболоченных сфагновых березняков. Нами в его рамках рассмотрена и ассоциация болотных ельников.

Диагностические виды союза: *Betula pubescens*, *Carex lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Sphagnum angustifolium*, *S. riparium*, *S. centrale*.

Союз включает в себя 2 ассоциации: *Pino-Betulo pubescentis* – *Sphagnetum angustifolii* и *Menyantho-Piceetum obovatae*.

4. Асс. *Pino-Betulo pubescentis* – *Sphagnetum angustifolii* nom. nov. (табл. 1, 5; 4).

Синонимы: *Sphagnetum betulo-pinosum* Filatov et Yurev 13, *Pinetum caricoso-sphagnosum* Ануфриев 21, *Cariceto-Sphagnetum betulo-pinosum* Овчинников 22, *Sylvosphagneta pinoso-lasiocarpea-caricosa* Цинзерлинг 32, *Sylvosphagneta pinoso-fruticulosa* Цинзерлинг 32, *Pineto angustifolii* – *Sphagnetum eriophorosum* Корчагин 40, *Pineto angustifolii* – *Sphagnetum lasiocarpea-caricosum* Корчагин 40, *Menyanthes-Eriophoro-Pinetum* Passarge, Hofman 68.

ТАБЛИЦА 4

Ассоциация *Pino-Betulo pubescentis* — *Sphagnetum angustifolii* на севере Европейской России

Субассоциации	а		б				в			
Регион	СЗ	Арх	СЗ	Арх	Коми С	Коми В	СЗ	Вол	Арх	Коми С
Число описаний	37	4	43	3	9	3	6	2	10	3
Древостой										
<i>Betula pubescens</i>	IV	V	V	IV	V	II	V	V	V	V
<i>Pinus sylvestris</i>	V	V	V	V	IV	V	V	III	IV	IV
<i>Picea obovata</i>	III*	IV	II*	II	I		II	III	II	IV
<i>Alnus glutinosa</i>			г				I		+	
Вид										
Д. в. <i>Vaccinietea uliginosi</i>										
<i>Vaccinium myrtillus</i>	I+	IV+	++	IV+					++	
<i>V. vitis-idaea</i>	II+	V1	II+	III	I+		I+		IV+	II+
<i>Carex globularis</i>	I+	II+	г+	II+	II+					
<i>Pleurozium schreberi</i>	III+	IV1	III	III	III+		III	III+	III1	
Д. в. <i>Vaccinietea uliginosi</i>										
<i>Oxycocco-Sphagnetea</i>										
<i>Vaccinium uliginosum</i>	V1	III1	II+	IV1	IV1	II+			II+	V1
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	V1	V2	V1	V1	V1	V1	IV1	III+	IV1	IV+
<i>Eriophorum vaginatum</i>	V2	V1	IV2	II+	V1	IV1	I+		II+	
<i>Ledum palustre</i>	III1	V1	II+	IV1	II+	V+	II+		II+	
<i>Sphagnum angustifolium</i>	IV4	V4	IV4	V4	III4	IV1	V4	V5	III2	
<i>S. magellanicum</i>	V3	V3	V2	IV3	V2	V3	V2	III2	II2	
Д. в. <i>Oxycocco-Sphagnetea</i>										
<i>Oxycoccus palustris</i>	V1	V1	V1	V1	V1	IV1	V1	V2	V1	V2
<i>Andromeda polifolia</i>	IV1	III1	II+	V+	V1	V1	II+		II+	II+
<i>Drosera rotundifolia</i>	II+	II+	II+				II+		I+	
<i>Betula nana</i>	II	II+	I+	IV2	III1	V1	I+	III+		
<i>Sphagnum fuscum</i>	III	III2		II+						
Д. в. acc.										
<i>Carex lasiocarpa</i>	IV1	III	V1	IV1	III1	V1	V2	V2	II	III
<i>Menyanthes trifoliata</i>	I+	III+	IV2	V3	III	IV1	V3	V2	III2	V4
<i>Equisetum fluviatile</i>	++	II+	II+	V1		II+	IV1	V2	V1	III
<i>Comarum palustre</i>	г+		III1	II+			V2	V2	V2	V1
Д. в. cyбacc. в										
<i>Peucedanum palustre</i>			г+				III+		I+	V+
<i>Naumburgia thyrsoflora</i>							IV+	V+	++	IV1
<i>Epilobium palustre</i>							II+	V+	V1	
<i>Galium palustre</i>							IV+	III+	++	
<i>Sphagnum riparium</i>								III4	III3	II4
<i>S. obtusum</i>				III					II	II4
<i>S. squarrosum</i>							III1		I+	

Примечание. **Picea exelsa*. Субассоциации: а — *eriphoreto-fruticuletosum*, б — *menyanthes-tosum*, в — *naumburgietosum*. Регионы: см. табл. 1 и 3.

Диагностические виды: *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens*, *Eriophorum vaginatum*, *Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polifolia*, *Carex lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata*, *Sphagnum angustifolium*, *S. fallax*, *S. magellanicum*. Важным диагностическим признаком является отсутствие евтрофных видов — *Sphagnum warnstorffii*, *Eriophorum latifolium*, *Epipactis palustris*, *Polygonum bistorta*.

Морфология. Ассоциация также характеризуется 2 доминантными ярусами — древесным и моховым. Древесный по высоте и сомкнутости подобен таковому в предыдущей ассоциации, но в его образовании вместе с сосной участвует береза — *Betula pubescens*. Моховой ярус образуют упомянутые 3 вида сфагновых мхов. Состав и строение травяно-кустарничкового яруса существенно различаются в различных субассоциациях.

Систематика, экология, география. Ассоциация также представлена 34 описаниями, сделанными в Вологодской, Архангельской областях и в Республике Коми. Ассоциация подразделена на те же 3 субассоциации, что и на северо-западе России (Смагин, 1988, 1991). В табл. 4 приведены данные об ассоциации в различных районах севера Европейской России в сравнении с ранее полученными на северо-западе. Север Европейской России, и особенно северо-восток, отличаются обилием евтрофных облесенных болот. Эти особенности региона отражены и в соотношении по числу описаний между субассоциациями. Наибольшее количество описаний здесь приходится на мезоевтрофную субасс. *naumburgietosum* (редкую на северо-западе), наименьшее — на олигомезотрофную субасс. *eriphoreto-fruticuletosum*. Последняя представлена лишь 4 описаниями, сделанными в Архангельской обл. По видовому составу и количественным соотношениям между видами ее сообщества аналогичны описанным на северо-западе (табл. 4) и располагаются чаще на малоумощной торфяной залежи (0.5 м), но встречаются и на глубокой (5 м). Уровень воды лежит на глубине 0.1–0.25 м. Субасс. *menyanthetosum* (15 описаний) встречается в Архангельской обл. (3), в юго-западной (9) и восточной (3) частях Республики Коми. В травяно-кустарничковом ярусе наблюдается преобладание мезотрофных видов — *Carex lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata* — или равное соотношение с олигомезотрофными — *Eriophorum vaginatum*, *Chamaedaphne calyculata*. Отличием от описаний субассоциации на северо-западе является высокое постоянство и проективное покрытие *Betula nana* и низкое — *Comarum palustre*. Располагаются сообщества субассоциации на малоумощной (1 м) торфяной залежи, уровень воды лежит на глубине 0.1–0.2 м.

Субасс. *naumburgietosum* включает половину всех описаний ассоциации — 15. Большая часть из них (10) сделана в Архангельской обл., 2 — в Вологодской и 3 — в юго-западной части Республики Коми. Субассоциация дифференцируется группой евтрофных видов — *Naumburgia thyrsiflora*, *Epilobium palustre*, *Galium palustre*. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют мезотрофные и мезоевтрофные виды — *Menyanthes trifoliata*, *Carex lasiocarpa*, *Equisetum fluviatile*, *Comarum palustre*. В моховом ярусе также заметны мезотрофные и мезоевтрофные виды — *Sphagnum riparium*, *S. obtusum*, *S. centrale*. Из табл. 4 видно, что сообщества субассоциации сходны между собой на всем протяжении региона и не отличаются от описанных на северо-западе. Отсутствие в описаниях, сделанных в Коми, *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum* объясняется заменой их в этих 3 сообществах видами — *Sphagnum fallax* и *S. centrale*. Ее сообщества располагаются, как правило, на неглубокой торфяной залежи мощностью меньше 1 м; уровень воды залегает на глубине от 0.03 до 0.25 м.

В пределах рассматриваемого региона ассоциация встречается в подзонах южной и средней тайги.

Наличие сообществ с разреженным древостоем из ели является специфической чертой болот северо-востока Европейской России. О таких болотах в Пермской обл. сообщают Генкель (1974) и Данилова (1964). Генкель пишет о 2 типах еловых болотных редколесий: 1) об евтрофных елово-черноольховых сограх, иногда с примесью березы и пихты, с *Frangula alnus* и *Ribes nigra* в кустарниковом ярусе; в кустарничковом ярусе доминируют черника и брусника, в моховом — *Hylocomium*

splendens, *Pleurozium schreberi*; 2) о мезотрофных еловых сограх, расположенных на плоских склонах, где в древесном ярусе иногда есть примесь сосны; в кустарниковом ярусе представлены *Betula humilis*, *B. nana*, в травяных ярусах наиболее заметны *Filipendula ulmaria*, *Carex cespitosa*, *C. diandra*, *C. lasiocarpa*; в моховом — доминируют *Sphagnum warnstorffii*, *Tomentypnum nitens*. Есть сообщества, где в соответствующих ярусах доминируют *Rubus chamaemorus* и *Sphagnum magellanicum*. О мезотрофных лесных болотах с елью, расположенных в Пермской обл., сообщает и Данилова (1964). В травяно-кустарниковом ярусе сообществ таких болот наиболее заметны *Carex cespitosa*, *C. diandra*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Chamaedaphne calyculata*, *Ledum palustre*, *Luzula pilosa*, *Linnaea borealis*; в моховом — *Sphagnum warnstorffii*, *Aulacomnium palustre*, *Paludella squarrosa*. О елово-сфагновых лесоболотах на нижних склонах Урала пишет А. А. Корчагин (1940). Он выделяет одну ассоциацию *Piceeto-angustifolii* — *Sphagnetum deschampsiosi-chamaemorosum*. Ее отличает древесный ярус высотой 5—9 м из ели с примесью кедра, редкий кустарниковый ярус из можжевельника и густой травяно-кустарниковый ярус из *Rubus chamaemorus*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Melampyrum pratense*, *Oxycoccus palustris*. Моховой ярус образован *Sphagnum angustifolium*.

В нашей фитоценоотеке находятся 24 описания болотных сообществ с древесным ярусом из ели; большая часть (21) из них сделана на территории Республики Коми, 3 — в Архангельской обл. По флористическому составу эти сообщества делятся на 3 группы. Флористическим различиям соответствуют различия в экологической и географической приуроченности. Все 3 группы рассматриваются нами в ранге ассоциации. Одна из них — *Betulo panae* — *Piceetum obovatae* (табл. 1, 1), лишенная в своем составе мезотрофных видов и занимающая бедные местообитания по окраинам бугристых болот, отнесена к союзу *Ledo-Pinion* и рассмотрена выше. Другая — *Menyantho-Piceetum obovatae* — по видовому составу сообществ, в равной мере включающему олиготрофные и мезотрофные виды, отнесена нами к союзу *Betulion rubescentis*. Третья группа сообществ болотных ельников резко отличается от остальных по флористическому составу. В составе ее сообществ преобладают евтрофные виды, почти полностью отсутствуют олиготрофные. В рамках данной статьи она рассматриваться не будет.

5. Acc. *Menyantho-Piceetum obovatae* ass nov. (табл. 1, 4).

Диагностические виды: *Picea obovata*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus palustris*, *Calamagrostis canescens*, *Vaccinium uliginosum*, *Sphagnum angustifolium*, *S. centrale*, *S. warnstorffii*.

Морфология. Ассоциация характеризуется наличием 2 доминантных ярусов — древесного и мохового. Древесный ярус образован елью *Picea obovata* высотой 5—8 м с значительной примесью березы. В ряде сообществ в сложении древостоя заметную роль играет сосна. Сомкнутость древостоя 0.2—0.4. Кустарниковый ярус не выражен. В травяно-кустарниковом ярусе доминирует *Menyanthes trifoliata*, меньшее покрытие имеют, но тем не менее заметны *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium uliginosum*, *Calamagrostis canescens*. Моховой ярус образует *Sphagnum angustifolium*, *S. centrale*, *S. warnstorffii*, *Aulacomnium palustre*.

Систематика, экология, география. Ассоциация распространена в восточной части рассматриваемого региона. Ее сообщества описаны в Архангельской обл. (2 описания в Вельском р-не и 1 — в Пинежском), в юго-западной и восточной (по одному описанию) частях Республики Коми. Все 5 сообществ сходны по флористическому составу, что не дает оснований для выделения субассоциаций. Некоторой спецификой флористического состава отличается сообщество, описанное в Предуралье, в нем отмечено 67 видов сосудистых растений и 21 — мхов. Ассоциация приурочена к довольно обводненным и проточным местообитаниям, располагаясь в прибрежной полосе ключевых болот, занимая топкий участок болота между берегом и островом или всю территорию небольшого узкого болота, лежащего в проточной ложбине. Располагаются ее сообщества на торфяной залежи различной мощности,

от 0.5 до 3.5 м; уровень воды лежит на глубине -2—-20 см. Ассоциация встречается на болотах таежной зоны, в подзонах средней и южной тайги. Типовым описанием ассоциации является описание № 23 от 13 VII 1995: Республика Коми, 50 км юго-западнее г. Сыктывкара, болото Кузюр, полоса между островом и краем болота. Древостой 5ЕЗБ2С, h — 6—9 м, сомкнутость 0.4; подрост: *Picea obovata* — 5 %, *Betula pubescens* — 2, *Pinus sylvestris* — 1, *Sorbus aucuparia* — 1; нижние ярусы: *Equisetum fluviatile* — 12, *Calamagrostis canescens* — 5, *Menyanthes trifoliata* — 40, *Comarum palustre* — 3, *Carex pauciflora* — 1, *C. rostrata* — 5, *C. chordorrhiza* — +, *C. globularis* — 1, *Vaccinium uliginosum* — 3, *V. vitis-idaea* — 1, *V. myrtillus* — +, *Chamaedaphne calyculata* — +, *Betula nana* — +, *Oxycoccus palustris* — 2, *Moneses uniflora* — +; моховой ярус: *Sphagnum angustifolium* — 50, *S. centrale* — 30.

Таким образом, описанные на болотах северо-запада России сообщества болотных сосняков и березняков, отнесенные к ассоциациям *Sphagno-Pinetum sylvestris*, *Pino sylvestris* — *Sphagnetum angustifolii*, *Pino-Betulo pubescentis* — *Sphagnetum angustifolii*, распространены и на болотах севера Европейской России, в пределах таежной зоны. Здесь они имеют ряд специфических черт. Так, флористические различия между ассоциациями *Sphagno-Pinetum sylvestris* и *Pino sylvestris* — *Sphagnetum angustifolii* менее выражены: виды группы черники нередко встречаются в сообществах *Pino sylvestris* — *Sphagnetum angustifolii*, а виды группы подбела — в сообществах *Sphagno-Pinetum sylvestris*. Различаются они по степени проективного покрытия. Среди сосново-березово-сфагновых сообществ асс. *Pino-Betulo pubescentis* — *Sphagnetum angustifolii* преобладают сообщества субасс. *naumburgietosum*, приуроченной к более богатым и топким местообитаниям. Для болот севера и особенно северо-востока Европейской России характерны болотные ельники, сообщества которых занимают разные экотопы в разных природных подзонах и резко отличаются друг от друга по флористическому составу, вследствие чего отнесены к различным таксономическим единицам. Они являются характерной особенностью региона и к западу от него не встречаются.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боч М. С., Смагин В. А. Флора и растительность болот северо-запада России и принципы их охраны. СПб., 1993. 224 с.
- Генкель А. А. Болота Пермской области // Биogeография и краеведение. 1974. С. 4—74.
- Данилова М. М. Болота юго-западных районов Пермской области // Уч. зап. Перм. гос. ун-та. 1964. Т. 114. С. 79—91.
- Корчагин А. А. Растительность северной половины Печерско-Ыльчского заповедника // Тр. Печерско-Ыльчского заповедника. 1940. № 2. С. 1—142.
- Смагин В. А. Болотные сосняки на северо-западе РСФСР // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 255—263.
- Смагин В. А. Болотные березняки и евтрофные сосняки северо-запада РСФСР // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 365—377.
- Смагин В. А. Ассоциации болотных сосновых сообществ северо-запада РСФСР // Вопросы классификации болотной растительности. СПб., 1993. С. 83—93.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 14 IV 1997

SUMMARY

Problems of classification of sphagnum forest bog vegetation in the Russian North are considered. According to floristic classification applied here, all plant communities of this area are included into the class *Vaccinieta uliginosi* Tx. 55. The vegetation of this bogs have a marked difference from such vegetation in the North-West region. First of all, its composition was sufficiently different in

floristic composition and in the composition of dominant species. The sphagnum spruce bogs are specific feature of North-East European Russia. In more western part they are rarities or absentees.

Detailed description of five associations are presented in the paper. Of them the first three are included into alliance Ledo-Pinion, the rest ones in Betulion pubescentis.

1. Sphagno-Pinetum sylvestris. Its communities have a tree layer formed by *Pinus sylvestris*. The height of stands is 7—15 m, density of canopy — 0.3—0.5. The diagnostic species are the species of the group *Vaccinium myrtillus*.

2. Betulo nanae — Piceetum obovatae. This association includes plant communities of oligotrophic sphagnum spruce bogs. The height of stands is 8—12 m, density of canopy — 0.1—0.3. It is the most northern association of sphagnum spruce bogs and the most northern association Vaccinietae uliginosi on the whole, with the exception of associations whose communities lack tree layer. Its diagnostic species are the following: *Picea obovata*, *Vaccinium myrtillus*, *Empetrum hermaphroditum*, *Rubus chamaemorus*, *Carex globularis*, *Sphagnum russowii*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *P. strictum*.

3. Pino sylvestris — Sphagnetum angustifolii (Sphagnetum magno-pinosum): Its communities have the tree layer formed by *Pinus sylvestris*. The stands are very undersized — 4—6 m in height, the density of canopy — 0.2. The diagnostic species of the association are those of *Andromeda polifolia* group. Another diagnostic character is the lack of species of the groups *Menyanthes trifoliata* and *Vaccinium myrtillus*. Association includes two subassociations, callunetosum and chamaedaphnetosum.

4. Pino-Betulo pubescentis — Sphagnetum angustifolii (Sphagnetum betulo-pinosum). The tree layer is similar to that in preceding association, but in her structure considerable role plays *Betula pubescens*. The diagnostic species are mesotrophic species of the group of *Menyanthes trifoliata*. Association includes three subassociations, eriophoreto-fruticuletosum, menyanthetosum, naumburgietosum.

5. Menyantho-Piceetum obovatae. Its communities have the tree layer formed by *Picea obovata* with the participation of *Betula pubescens*. The height of stands is 5—8 m, the density of canopy — 0.2—0.4. Diagnostic species: *Picea obovata*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Calamagrostis canescens*, *Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus palustris*, *Vaccinium uliginosum*, *Sphagnum angustifolium*, *S. centrale*, *S. warnstorffii*.

© С. В. Осипов

БОЛОТА ВЕРХНИХ ПОЯСОВ БУРЕЙНСКОГО НАГОРЬЯ (АМУРО-УДСКОЕ МЕЖДУРЕЧЬЕ, ДАЛЬНИЙ ВОСТОК РОССИИ)

S. V. OSIPOV. THE MIRES OF THE UPPER BELTS OF THE BUREINSKIY HIGHLAND,
THE AMUR-UDA INTERFLUVE (FAR EAST)

Рассмотрены факторы формирования бугристых, мезотрофных (переходных) и полигональных болот в верхних поясах Буреинского нагорья. Охарактеризованы 20 типов болотных микрокомбинаций, для которых приведены типовые описания растительности.

Ключевые слова: Дальний Восток, Буреинское нагорье, болота, болотные микрокомбинации.

Некоторые сведения о болотах Буреинского нагорья можно почерпнуть лишь в работах В. Б. Сочавы (1934), С. Д. Шлотгауэр (1990) и С. В. Осипова (1994а, б), однако они очень неполные и фрагментарные. Так же слабо изучены болота верхних поясов других горных систем региона. Задача данной статьи — дать более полное представление о болотах верхних поясов Буреинского нагорья.

Исследования проведены на 6 ключевых участках. Приводим их географическое положение, координаты центра, площадь и год обследования.

Хребет Ям-Алинь: верховья р. Коврижка (приток р. Селиткан), 53°25' с. ш., 134°49' в. д., 200 км², 1985—1986 гг.; истоки р. Селиткан, 53°11' с. ш., 134°49' в. д., 100 км², 1982, 1984 гг.

Хребт Дуссе-Алинь: правые истоки р. Левая Буря, 52°08' с. ш., 134°46' в. д., 20 км², 1989 г.; верховья р. Бран (приток р. Левая Буря), 52°03' с. ш., 134°43' в. д., 50 км², 1990 г.

Ключевые участки на хребте Дуссе-Алинь расположены на территории Буреинского заповедника. Каждый ключевой участок имеет диапазон высот примерно от 1000 до 2000 м над ур. м., в котором представлены пояса горно-тундровый, горно-лесотундровый и верхняя часть горно-таежного. В горно-тундровом поясе преобладают тундровая (в близких к высотно-поясным условиям) и эпилитно-лишайниковая (на каменистых россыпях и скалах) растительность. На плоских водоразделах встречаются болота. Растительный покров горнолесотундрового пояса образуют заросли кедрового стланика (*Pinus pumila*),¹ тундровая растительность, лиственничные и еловые редколесья, каменноберезовые криволесья (*Betula lanata*), кустарниковые заросли (*Duschekia fruticosa*, *Salix krylovii*, *Betula divaricata*, *Rhododendron aureum*). В горно-лесотундровом поясе довольно широко распространены каменистые россыпи, скалы, встречаются болота, пустоши, луга. Растительный покров верхней части горно-таежного пояса образуют летнехвойные (лиственничные — *Larix cajanderi*) и темнохвойные (еловые — *Picea ajanensis*) леса. В пойме обычны лиственные леса (*Salix cardiophylla*, *Populus suaveolens*), встречаются болота.

Болота на изученной территории расположены в речных долинах, на седловинах, в ледниковых цирках, на гольцовых террасах. Рассмотрим ведущие факторы, определившие образование болот верхних поясов Буреинского нагорья.

Климат. Муссонный климат умеренных широт благоприятствует развитию болот. Летний муссон определяет значительное количество жидких осадков (общее количество осадков, превышающее в верхнем поясе гор 1000 мм, представлено преимущественно дождями) и низкую испаряемость влаги (высокая влажность воздуха, значительная облачность). Муссонные черты климата свойственны данному региону на протяжении весьма длительного исторического периода (Сочава, 1966).

Оледенения. На территории Буреинского нагорья имели место 2 позднеплейстоценовых оледенения, оставивших след в виде ледниковых цирков, расположенных на 2 высотных уровнях, и небольших троговых долин (Сазыкин, 1994). Оледенения произошли в раннем и позднем вюрме и имели горно-долинный, местами каровый характер. В отрицательных формах рельефа, образовавшихся в результате экзарационной и аккумулятивной деятельности ледников, в настоящее время расположены болотные массивы, часть из которых сформировалась путем зарастания озер.

Криогенные и другие связанные с ними процессы. Рассматриваемая территория расположена в области сплошного распространения многолетнемерзлых горных пород (Казакова, 1976). В климатический оптимум голоцена толща многолетнемерзлых грунтов испытала сильнейшую деградацию, что привело к широкому развитию процессов солифлюкции и термокарста, а впоследствии к образованию озер и болот в долинах, ледниковых цирках, на плоских вершинах и седловинах. В дальнейшем происходило зарастание термокарстовых озер и образование на их месте низинных, а затем нередко и верховых болот. Формирование вечной мерзлоты способствовало сохранению и развитию болотных массивов (Короткий и др., 1987, 1988).

Речные перестройки. Речные перехваты, активно происходившие в межледниковье верхнего плейстоцена (Сазыкин, 1994), приводили к тому, что ниже места перехвата существенно снижалась мощность водотока, и в сквозной долине начинали развиваться аккумулятивные процессы, заканчивающиеся ее заболачиванием.

Обвалы. В некоторых случаях обвалы способствуют образованию болотных массивов, перегораживая долину и вызывая подтопление расположенного выше по течению участка. В зависимости от гидрологических условий подтопленного участка долины болотный массив может сформироваться непосредственно или пройти в своем развитии озерную стадию. Многие обвалы в Буреинском нагорье имеют сейсмический генезис (Сазыкин, 1994).

¹ Номенклатура видов приведена по сводке С. К. Черепанова (1995).

Работа подготовлена на основе почти 100 почвенно-геоботанических описаний. Преимущественно описывались пробные площади размером 10×5 м. Кроме этого, на основе последовательности пробных площадей, расположенных в виде трансектов, описывались и картировались более обширные участки растительного покрова.

Болота характеризуются на 2 уровнях: на уровне микрокомбинаций и на уровне наиболее протяженных участков, встречающихся на рассматриваемой территории, — мезо- и микромезокомбинаций. Первый уровень соответствует фациальному, второй — переходный между фациальным и мезоструктурным в системе уровней исследования В. В. Мазинга (1974). Для типов микрокомбинаций приводится обобщенная характеристика (за исключением типов, представленных 1—2 описаниями) и одно типичное геоботаническое описание. Отмечается разнообразие территориальных единиц второго уровня и приводится краткая обобщенная характеристика.

Результаты и обсуждение

На основе ландшафтных и геоботанических характеристик выделены следующие типы болотных массивов.

Болотные мезо- и микромезокомбинации

Бугристые (крупно- и плоскобугристые) болота. Встречаются в долинах и на седловинах горно-лесотундрового и горно-таежного поясов (каждое из них имеет площадь 2—4 га). Крупнобугристые болота сформировались в наиболее глубоких понижениях, возникших в результате «подпружинивания» речных долин (флювио-гляциальными конусами выноса, телом обвала или другими отложениями). Мерзлотные торфяно-минеральные бугры крупнобугристых болот имеют высоту 3—4 м и диаметр несколько десятков метров. Они покрыты лишайниковыми листовенничными редколесьями. Мерзлотные торфяные бугры плоскобугристых болот достигают высоты 1—2 м и диаметра свыше десятка метров. Более высокие из них покрыты тундровой растительностью и ерниками с единичными листовенницами, более низкие — сфагновым ковром. Пространства между буграми заняты осоково-сфагновой и осоково-гипновой растительностью. Характерным элементом бугристых болот являются озера диаметром от нескольких метров до нескольких десятков метров.

Мезотрофные (переходные) болота. Занимают понижения в долинах горно-таежного и лесотундрового поясов и в цирках нижней части горно-тундрового пояса (наибольшей площади — до 1—2 га — достигают в долинах). Мощность торфа от нескольких дециметров до 2 м. В водном питании огромную роль играет поверхностный и внутрипочвенный сток с окружающей территории. В поймах горно-лесотундрового пояса и верхней части горно-таежного пояса расположены мезотрофные гомогенные болота с плоской или вогнутой поверхностью. Нанорельеф представлен кочками и бугорками высотой 5—10 см. Растительный покров образован травяно-гипновой и травяно-сфагновой растительностью. В речных долинах горно-лесотундрового пояса также встречаются мезотрофные (в центральной части мезоолиготрофные) болота со слабовыпуклой поверхностью. Выражен бугорково- и грядово-мочажинный нанорельеф с перепадом высот 5—15 см (горизонтальные размеры форм нанорельефа несколько дециметров). Растительный покров преимущественно сфагновый (осоково-сфагновый, отчасти осоково-гипновый). В цирках горно-тундрового пояса расположены мезотрофные болота со слабовогнутой или плоской поверхностью. В центральной части выражен грядово-мочажинный нанорельеф с перепадом высот 10—20 см, в периферической — бугорковый с перепадом высот 30—50 см

(горизонтальные размеры форм нанорельефа от нескольких дециметров до 1—2 см). Растительный покров образован преимущественно осоково-сфагновой и осоково-гипновой растительностью.

Полигональные болота. Встречаются небольшими участками на гольцовых террасах горно-тундрового пояса, как правило, в сочетании с тундрами. Мощность торфа — несколько дециметров. Выражен полигональный и бугорковый нанорельеф. Растительный покров кустарничково-сфагновый и осоково-сфагновый.

Болотные микрокомбинации

Моховые олиготрофные и мезотрофные болота (см. таблицу)

1. *Sphagnum fuscum* – *Carex rariflora* (морозково-осоково-сфагновый).

Описание 83. 1 VIII 1984; 5 × 10 м, 1350 м над ур. м. На седловине сквозной долины. На вершине торфяного бугра. Уклон 2°, сев. экспозиция. Бугристо-западинный, перепад высот 7 см. Почва: торфяная мерзлотная. Горизонтальное строение относительно однородное. Кустарничково-травяной ярус: проективное покрытие (ПП) 30 %, высота 10 см, образован *Carex rariflora* и *Rubus chamaemorus*. Моховой ярус: ПП 97 %, высота 3 см, образован *Sphagnum fuscum*.

2. *Sphagnum russowii* – *Carex middendorffii* (тилингиево-осоково-сфагновый).

Описание 54. 23 VII 1986, 5 × 10 м, 1250 м над ур. м. На торфянике в долине. Уклон 2°, азимут 310°. Поверхность слабовыпуклая, западины (3 %, диаметр 40 см, глубина 4 см), бугорки. Почва: торфяная. Горизонтальное строение относительно однородное. Травяной ярус: ПП 25 %, высота 25 см, образован *Carex middendorffii*, *Tilingia ajanensis* и др. Моховой ярус: ПП 85 %, высота 6 см, образован *Sphagnum russowii*.

3. *Sphagnum warnstorffii* – *Carex lugens* (ерниково-осоково-сфагновый).

Описание 117. 18 VIII 1986, 5 × 10 м, 1250 м над ур. м. На торфянике в долине. Уклон 1°, поверхность выпуклая, бугры (20 %, диаметр 30 см, высота 3 см). Почва: торфяная. Горизонтальное строение относительно однородное. Кустарничково-травяной ярус: ПП 30 %, высота 20 см, образован *Carex lugens*, *Tilingia ajanensis*, *Betula exilis* и др. Моховой ярус: ПП 75 %, высота 5 см, образован *Sphagnum warnstorffii*.

4. *Sphagnum imbricatum* – *Carex lugens* (сфагновый кустарничково-травяной бугорково-западинный).

Описание 49. 20 VII 1985, 5 × 10 м, 1700 м над ур. м. На гольцовой террасе. Уклон 4°, восточная экспозиция, поверхность слабовыпуклая. Бугристо-западинный (западины каменистые), перепад высот 25 см. Почва: перегнойно-торфянистая. Горизонтальное строение: в западинах растительный покров менее сомкнут и образован гипновыми мхами и отдельными травами. Кустарничково-травяной ярус: ПП 35 %, высота 15 см, образован *Salix fuscescens*, *Vaccinium uliginosum*, *Sieversia pusilla* и др. Моховой ярус: ПП 65 %, высота 8 см, образован *Calliergon stramineum*, *Sphagnum imbricatum*, *S. warnstorffii* и *S. fuscum*.

5. *Sphagnum riparium* – *Carex appendiculata* (сфагновый осоковый).

Описание 213. 10 VIII 1990, 5 × 10 м, 1080 м над ур. м. На шлейфе склона. Уклон 3°, восточная экспозиция. Кочки (65 %, диаметр 30 см), мочажины (30 %, диаметр 70 см), перепад высот 60 см. Горизонтальное строение: кочки *Carex appendiculata*, в мочажинах — мхи. Травяной ярус: ПП 45 %, высота 50 см, образован *Carex appendiculata* и *Comarum palustre*. Моховой ярус: ПП 80 %, высота 9 см, образован *Sphagnum riparium*.

Геоботаническое описание болотной растительности

Номера типов	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Травяно-кустарничковый ярус (покрытие, %)	30	25	30	35	45	35	27	45	75	25	65	70	40	35	25	50	45	25	80	30
<i>Calamagrostis purpurea</i> (Trin.) Trin.	—	+	—	—	6	+	1	2	2	3	5	8	5	—	1	1	+	2	+	+
<i>Luzula sibirica</i> V. Krecz.	—	+	1	—	—	—	1	—	1	+	1	3	—	—	+	+	2	1	1	+
<i>Tilingia ajanensis</i> Regel et Til.	—	13	15	+	—	—	12	2	5	—	—	+	—	—	1	15	5	+	5	+
<i>Polemonium schmidtii</i> Klok.	—	1	—	—	—	—	1	+	+	—	17	3	—	—	1	3	1	+	+	—
<i>Viola epipsiloides</i> A. et D. Love	—	1	—	—	—	—	+	3	+	—	15	10	—	—	+	+	—	5	+	+
<i>Sanguisorba sitchensis</i> C. A. Mey.	—	—	—	—	—	—	3	7	—	1	20	13	—	—	—	5	3	3	5	+
<i>Veratrum oxysipalum</i> Turcz.	—	—	—	—	—	—	—	8	4	+	8	10	—	—	+	+	5	—	20	+
<i>Bistorta vivipara</i> (L.) S. F. Gray	—	5	—	—	—	—	3	—	—	5	—	—	—	—	2	+	3	3	—	+
<i>Parnassia palustris</i> L.	—	3	1	—	—	—	1	—	—	+	—	—	—	—	+	1	—	+	—	+
<i>Tephrosia lenensis</i> (Schischk.) Holub	—	+	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	—
<i>Salix fuscescens</i> Anderss.	—	6	—	12	—	2	5	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—
<i>Trientalis europaea</i> L.	—	1	+	—	—	—	1	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	1	+	—
<i>Trollius uniflorus</i> Sipl.	—	+	—	—	—	—	4	—	35	5	1	—	—	—	—	+	—	—	—	+
<i>Caltha sibirica</i> (Regel) Makino	—	+	—	—	—	+	—	—	35	—	—	15	—	—	3	—	—	—	—	+
<i>Carex globularis</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	25	1	—	—	10	—	—	—	—	+	—	10	+
<i>Coptis frifolia</i> (L.) Salisb.	—	—	7	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	8	+	—
<i>Rubus arcticus</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	10	3	—	—	—	—	+	5	+	—
<i>Andromeda polifolia</i> L.	1	—	1	+	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Comarum palustre</i> L.	—	+	—	—	25	+	—	—	—	—	—	—	25	—	3	—	—	—	—	—
<i>Festuca ovina</i> L.	—	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	3	—	—
<i>Iris laevigata</i> Fisch. et Mey.	—	+	—	—	—	—	+	—	—	2	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—
<i>Juncus filiformis</i> L.	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	30	15
<i>Larix cajander</i> Mayr	—	—	+	—	—	—	—	1	+	—	2	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Ranunculus borealis</i> Trautv.	—	2	—	—	—	—	1	—	—	10	—	—	—	—	+	—	—	—	—	15
<i>Solidago spiraeifolia</i> Fisch. ex Herd.	—	—	—	—	—	—	—	4	—	—	10	—	—	—	—	—	+	+	+	—
<i>Swertia stenopetala</i> (Regel et Til.) Pissjauk.	—	1	—	—	—	—	2	—	—	1	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—
<i>Aegopodium alpestre</i> Ledeb.	—	+	—	—	—	—	+	—	—	+	15	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Carex appendiculata</i> (Trautv. et Mey.) Kuk.	—	1	—	—	20	—	—	—	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>C. cinerea</i> Poll.	—	—	—	—	—	20	—	—	—	—	—	2	—	—	3	—	—	—	—	+
<i>C. kreczetoviczii</i> Egor.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	5	—	5	—

Номера типов	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Oxycoccus microcarpus</i> Turcz. ex Rupr.	+	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pedicularis verticillata</i> L.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Rubus chamaemorus</i> L.	12	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Salix krylovii</i> E. Wolf	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	1	-	-
<i>S. saxatilis</i> Turcz. ex Ledeb.	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. udensis</i> Trautv. et Mey.	-	-	-	-	+	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Scirpus maximowiczii</i> Clarke	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-
<i>Sieversia pusilla</i> (Gaertn.) Hult.	-	-	-	8	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Smilacina trifolia</i> (L.) Desf.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Spiraea salicifolia</i> L.	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	7	-	-	-	-	-	-	-
<i>Vaccinium uliginosum</i> L.	1	-	-	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>V. vitis-idaea</i> L.	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Моховой ярус (покрытие, %)	97	85	75	65	80	95	75	77	20	80	80	80	25	70	30	75	80	45	75	90
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwaegr.	-	5	2	-	-	+	15	+	15	25	-	2	-	-	1	65	30	15	3	20
<i>Polytrichum jensenii</i> Hag.	-	1	-	-	-	+	3	75	-	-	75	-	-	-	1	3	25	-	50	+
<i>Hylocomiastrum pyrenaicum</i> (Spruce) Fleisch.	-	1	-	+	-	-	15	-	-	15	-	-	-	-	1	+	-	5	+	40
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	3	-	-	-	-	+	25	3	+	3
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	+	-	15	-	-	+	-	1	+	+
<i>Sphagnum warnstorffii</i> Russ.	-	-	70	10	-	-	15	-	-	5	-	-	-	-	4	2	-	-	-	3
<i>Mnium</i> sp.	-	1	-	-	-	-	+	-	-	-	+	1	5	-	+	-	-	-	-	+
<i>Sphagnum angustifolium</i> (Russ. ex Russ.) C. Jens.	-	-	1	-	10	-	-	2	-	-	-	75	3	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dicranum bonjeanii</i> De Hot.	+	-	-	-	-	-	1	-	-	15	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp.	-	7	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	10	-	-
<i>Hypnum lindbergii</i> Mitt.	-	1	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>Tomentypnum nitens</i> (Hedw.) Loeske	-	10	-	-	-	-	15	-	-	15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20
<i>Brium</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	+	2	-	1	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Calliargon stramineum</i> (Mitt.) Kindb.	-	-	-	20	8	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) Webr. et Mohr	-	-	-	-	-	-	+	-	+	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dicranum congestum</i> Brid.	-	1	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Paludella squarrosa</i> (Hedw.) Brid.	-	1	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-
<i>Polytrichum</i> sp.	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-

<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russ.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	25	-	
<i>Aulacomnium turgidum</i> (Wahlenb.) Schwaegr.	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Dicranum</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2	-	-	-	
<i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst.	-	-	-	-	-	20	-	-	-	-	-	-	-	65	-	-	-	-	-	-	
<i>Orthocaulis kunzeanus</i> (Hub.) Buch	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	
<i>Sphagnum fuscum</i> (Schimp.) Klinggr.	95	-	-	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>S. riparium</i> Aongst.	-	-	-	-	60	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	
Лишайниковый ярус (покрытие, %)	0	-	5	0	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	0	2	5	-	-	
<i>Cladonia ectocyna</i> Leight.	+	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	
<i>Cetraria islandica</i> (L.) Ach.	+	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	
<i>C. laevigata</i> Rassad.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	
<i>Cladina rangiferina</i> (L.) Nyl.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	3	-	-	
<i>Peltigera</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
Число видов	157	19	39	21	36	10	15	37	20	25	25	26	25	9	8	34	32	32	48	28	30

Примечание. В таблице указано проективное покрытие видов, %. Прочерк означает отсутствие вида. Число видов и проективное покрытие ярусов указаны в таблице с учетом данных, приведенных далее.

В описаниях также присутствуют следующие виды: 1 — *Empetrum sibiricum* V. Vassil. (+), *Polytrichum strictum* Brid. (+), 2 — *Patrinia sibirica* (L.) Juss. (1), *Philonotis fontana* (Hedw.) Brid. (+), *Sphagnum russowii* Warnst. (60), 4 — *Carex quasivaginata* Clarke (4), *C. williamsii* Britt. (+), *Claytonia soczaviana* Jurtz. (+), *Diapensia obovata* (Fr. Schmidt) Nakai (+), *Eriophorum humile* Turcz. ex Stued. (+), *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult. (+), *Huperzia petrovii* Sipl. (+), *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud. (+), *Luzula confusa* Lindb. (2), *Pinguicula villosa* L. (+), *Rhododendron redowskianum* Maxim. (+), *Saxifraga aestivalis* Fisch. et Mey. (+), *Sphagnum imbricatum* Hornsch. ex Russ. (20), *Tofieldia coccinea* Richards. (1), 5 — *Warnstorffia exannulata* (Guemb.) Loeske (7), 6 — *Carex concolor* R. Br. (20), *Scapania paludicola* Loeske et K. Muell. (+), *Sphagnum balticum* (Russ.) Russ. ex C. Jens. (80), 9 — *Carex loliacea* L. (3), *Salix divaricata* Pall. (2), *S. rhamnifolia* Pall. (5), 11 — *Carex pallida* C. A. Mey. (6), *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. (+), *Cladonia* sp. (+), 12 — *Brachythecium reflexum* (Stärke) Schimp. (+), *Luzula rufescens* Fisch. ex E. Mey. (+), 13 — *Helodium blandowii* (Web. et Mohr) Warnst. (+), 14 — *Carex jacutica* V. Krecz. (3), 15 — *Barbilophozia lycopodioides* (Wallr.) Loeske (+), *Warnstorffia fluitans* (Hedw.) Loeske (18), 16 — *Carex falcata* Turcz. (+), *Pedicularis oederi* Vahl (+), 17 — *Carex podocarpa* R. Br. (4), *Cladonia amaurocraea* (Flörke) Schaer. (+), 18 — *Carex vaginata* Tausch (+), *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub (+), *Galium boreale* L. (+), *Phyllodoce caerulea* (L.) Bab. (+), *Thalictrum contortum* L. (+), *Cladina mitis* (Sandst.) Hustich. (+), *Cladonia alinii* Trass (1), *Lobaria linita* (Ach.) Rabenh. (+), 19 — *Streptopus streptopoides* (Ledeb.) Frye et Rigg (+), 20 — *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb. (+), *Equisetum palustre* L. (+).

6. *Sphagnum balticum* – *Carex concolor* (сфагновый осоковый топяной).

Описание 79. 31 VII 1984, 5 × 10 м. 1350 м над ур. м. На седловине сквозной долины. Уклон 0°, поверхность плоская. Почва: торфяная мерзлотная. Горизонтальное строение относительно однородное. Травяной ярус: ПП 35 %, высота 15 см, образован *Carex concolor* и *C. cinerea*. Моховой ярус: ПП 70 %, высота 12 см, образован *Sphagnum balticum* с участием *Drepanocladus aduncus*.

7. *Sphagnum warnstorffii* – *Carex middendorffii* (аулякомниевое-сфагновый разнотравно-осоковый мочажинный).

Описание 48. 22 VII 1986, 5 × 10 м, 1250 м над ур. м. На дне долины. Уклон 1°, поверхность слабовыпуклая. Бугры (40 %, диаметр 100 см), западины (20 %, ширина 40 см, длина в несколько раз больше), перепад высот 5 см. Почва: торфяная. Горизонтальное строение: не очень четко приурочены к бугоркам сфагновые мхи и кустарнички, к мочажинам — гипновые мхи. Травяной ярус: ПП 27 %, высота 20 см, образован *Carex middendorffii*, *Tilingia ajanensis* и др. Моховой ярус: ПП 75 %, высота 4 см, образован *Sphagnum warnstorffii*, *Aulacomnium palustre*, *Tomentypnum nitens*, *Hylocomiastrum pyrenaicum* и др.

8. *Polytrichum jensenii* – *Carex globularis* (осоково-политриховый).

Описание 141. 6 VIII 1989, 5 × 15 м, 1300 м над ур. м. На дне долины. Уклон 3°, азимут 170°, поверхность плоская, волнистая (перепад высот 20 см). Бугры (80 %, 30 × 40 см, высота 16 см). Горизонтальное строение относительно однородное. Травяной ярус: ПП 45 %, высота 30 см, образован *Carex globularis* и др. Моховой ярус: ПП 77 %, высота 8 см, образован *Polytrichum jensenii*.

Травяные и мохово-травяные евтрофные и мезотрофные болота (см. таблицу)

9. *Caltha sibirica* – *Aulacomnium palustre* (аулякомниевое-разнотравный).

Описание 76. 26 VII 1989, 10 м, 1300 м над ур. м. На шлейфе склона. Уклон 4°, азимут 190°, поверхность плоская, слабовыпуклая. Горизонтальное строение относительно однородное. Травяной ярус: ПП 75 %, высота 40 см, дифференцирован на 2 подъяруса, образован *Trollius uniflorus*, *Caltha sibirica* и др. Моховой ярус: ПП 20 %, высота 4 см, образован *Aulacomnium palustre* и др.

10. *Ranunculus borealis* – *Aulacomnium palustre* (осоково-разнотравный гипновый).

Описание 16. 15 VII 1986, 10 × 5 м, 1250 м над ур. м. На дне долины. Уклон 1°, поверхность плоская, слабовыпуклая. Равномерно бугристо-западинный (диаметр форм 20 см, высота 3 см). Почва: торфянисто-глеевая. Горизонтальное строение относительно однородное. Травяной ярус: ПП 25 %, высота 20 см, образован *Carex saxatilis*, *Ranunculus borealis* и др. Моховой ярус: ПП 80 %, высота 5 см, образован *Aulacomnium palustre*, *Tomentypnum nitens*, *Hylocomiastrum pyrenaicum*, *Dicranum bonjeanii* и др.

11. *Sanguisorba sitchensis* – *Polytrichum jensenii* (политрихово-разнотравный).

Описание 90. 20 VII 1989, 10 × 20 м, 1270 м над ур. м. На шлейфе склона. Уклон 7°, азимут 210°, поверхность слабовыпуклая, волнистая, перепад высот 30 см. Бугры (85 %, 40 × 50 см, высота 20 см). Горизонтальное строение несколько неоднородное. Травяной ярус: ПП 65 %, высота 30 см, образован *Sanguisorba sitchensis*, *Polemonium villosum*, *Aegopodium alpestre*, *Viola epipsiloides* и др. Моховой ярус: ПП 80 %, высота 7 см, образован *Polytrichum jensenii*.

12. *Caltha sibirica* – *Sphagnum angustifolium* (сфагновый разнотравный).

Описание 82. 27 VII 1989, 10 м, 1300 м над ур. м. На шлейфе склона. Уклон 5°, азимут 100°. Почва: глеевая перегнойно-торфянистая. Горизонтальное строение

относительно однородное. Травяной ярус: ПП 70 %, высота 40 см, образован *Caltha sibirica*, *Sanguisorba sitchensis*, *Veratrum oxysepalum*, *Carex globularis* и др. Моховой ярус: ПП 80 %, высота 6 см, образован *Sphagnum angustifolium*.

13. *Carex rostrata* – *Comarum palustre* (сабельниково-осоковый).

Описание 225. 10 VIII 1990, 15 м, 1080 м над ур. м. На дне долины. Уклон 3°, поверхность плоская. Кочки (60 %, диаметр 30 см), мочажины (40 %, диаметр 25 см), перепад высот 20 см. Почва: торфяная. Горизонтальное строение относительно однородное. Травяной ярус: ПП 40 %, высота 50 см, образован *Comarum palustre*, *Carex rostrata* и др. Моховой ярус: ПП 25 %, высота 5 см, образован *Sanionia uncinata* и др.

14. *Carex limosa* – *Drepanocladus aduncus* (осоковый гипновый топяной).

Описание 80. 1 VIII 1984, 5 × 10 м, 1350 м над ур. м. На седловине сквозной долины. Уклон 0°, поверхность плоская. Почва: торфяная. Горизонтальное строение относительно однородное. Травяной ярус: ПП 35 %, высота 20 см, образован *Carex limosa* и *C. rotundata*. Моховой ярус: ПП 70 %, высота 12 см, образован *Drepanocladus aduncus*.

15. *Carex middendorffii* – *Warnstorfia fluitans* (гипновый осоковый мочажинный).

Описание 31. 18 VII 1986, 5 × 10 м, 1250 м над ур. м. На дне долины. Уклон 0°, поверхность плоская. Западины (80 %), бугры (3 %), перепад высот 8 см. Почва: торфяная. Горизонтальное строение: разнотравье приурочено к буграм. Травяной ярус: ПП 25 %, высота 15 см, образован *Carex middendorffii* и др. Моховой ярус: ПП 30 %, высота 7 см, образован *Warnstorfia fluitans* и др.

16. *Carex lugens* – *Aulacomnium palustre* (аулякомниевый осоковый).

Описание 109. 10 VIII 1984, 5 × 10 м, 1350 м над ур. м. На дне долины. Уклон 2°, северная экспозиция, поверхность плоская. Горизонтальное строение относительно однородное. Травяной ярус: ПП 50 %, высота 15 см, образован *Carex lugens*, *C. kreczetoviczii*, *Tilingia ajanensis* и др. Моховой ярус: ПП 75 %, высота 5 см, образован *Aulacomnium palustre*.

17. *Carex lugens* – *Polytrichum jensenii* (разнотравно-осоковый аулякомниевый-политриховый).

Описание 79. 23 VII 1985, 5 × 10 м, 1250 м над ур. м. На дне долины. Уклон 3°, южная экспозиция, поверхность плоская. Бугры (60 %, диаметр 30 см, высота 6 см). Горизонтальное строение несколько неоднородное. Травяной ярус: ПП 45 %, высота 20 см, образован *Carex lugens*, *C. kreczetoviczii*, *Tilingia ajanensis*, *Veratrum oxysepalum* и др. Моховой ярус: ПП 80 %, высота 5 см, образован *Polytrichum jensenii*, *Aulacomnium palustre* и *Pleurozium schreberi*.

18. *Carex saxatilis* – *Aulacomnium palustre* (осоково-разнотравный зеленомошно-аулякомниевый).

Описание 12. 14 VII 1986, 10 × 5 м, 1250 м над ур. м. На дне долины. Уклон 2°, азимут 180°, поверхность плоская, слабовыпуклая. Бугры (50 %, диаметр 30—100 см, высота 20 см). Горизонтальное строение: зеленые мхи (*Hylocomium splendens* и др.) и кустарники приурочены к буграм. Травяной ярус: ПП 25 %, высота 15 см, образован *Carex saxatilis*, *Coptis trifolia*, *Pentaphylloides fruticosa* и др. Моховой ярус: ПП 45 %, высота 2 см, образован *Aulacomnium palustre*, *Hylocomium splendens* и др.

19. *Juncus filiformis* – *Polytrichum jensenii* (осоково-ситниковый сфагново-политриховый).

Описание 16. 12 VII 1984, 10 × 5 м, 1400 м над ур. м. На надпойменной террасе. Уклон 3°, восточная экспозиция, поверхность плоская. Бугры (50 %, диаметр 30 см, высота 25 см). Горизонтальное строение несколько неоднородное. Травяной ярус: ПП 80 %, высота 25 см, образован *Juncus filiformis*, *Veratrum oxysepalum*, *Carex globularis* и др. Моховой ярус: ПП 75 %, высота 6 см, образован *Polytrichum jensenii* и *Sphagnum girgensohnii*.

20. *Juncus filiformis* – *Tomentypnum nitens* (разнотравно-ситниковый гипновы).

Описание 55. 25 VII 1984, 10 × 5 м, 1350 м над ур. м. На надпойменной террасе. Уклон 3°, южная экспозиция, поверхность плоская, волнистая. Отдельные бугры (диаметр 40 см, высота 10 см). Горизонтальное строение относительно однородное. Травяной ярус: ПП 30 %, высота 15 см, образован *Juncus filiformis* и *Ranunculus borealis*. Моховой ярус: ПП 90 %, высота 3 см, образован *Hylocomiastrum pyrenaicum*, *Tomentypnum nitens* и *Aulacomnium palustre*.

Заключение

Болота таежно-гольцовых ландшафтов Буреинского нагорья представлены участками площадью до нескольких гектаров. Формирование и развитие болот определили геолого-геоморфологические (наличие плоских и вогнутых форм рельефа, многолетняя мерзлота грунтов и некоторые другие) и климатические (муссонный климат умеренных широт) особенности территории. Растительность болот характеризуется значительным синтаксономическим разнообразием.

Благодарю Н. А. Рыбачук за обсуждение вопросов, связанных с характеристикой почв, и рецензента Ботанического журнала за конструктивный отзыв.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Казакова Н. М. Сравнительный анализ распространения современного и древнего ледникового и мерзлотного рельефа Азии // География и палеогеография климоморфогенеза. Владивосток, 1976. С. 10—45.

Короткий А. М., Мохова Л. М., Пушкарь В. С. Климатические смены голоцена и развитие ландшафтов гольцовой зоны Центрального Ям-Алиня // Палеогеографические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1987. С. 4—19.

Короткий А. М., Плетнев С. П., Пушкарь В. С. и др. Развитие природной среды юга Дальнего Востока (поздний плейстоцен — голоцен). М., 1988. 240 с.

Мазинг В. В. Актуальные проблемы классификации и терминологии в болотоведении // Типы болот СССР и принципы их классификации. Л., 1974. С. 6—12.

Осипов С. В. Растительный покров осевой части хребта Ям-Алинь (Дальний Восток, Амуро-Удское междуречье). Типы фитоценозов // Бот. журн. 1994а. Т. 79. № 4. С. 99—110.

Осипов С. В. Растительный покров осевой части хребта Ям-Алинь (Дальний Восток, Амуро-Удское междуречье). Типы территориальных единиц // Бот. журн. 1994б. Т. 79. № 7. С. 66—74.

Сазыкин А. М. Гляциальная геоморфология Буреинского нагорья: Дис. ... канд. геогр. наук. Владивосток, 1994. 195 с.

Сочава В. Б. Растительный покров Буреинского хребта к северу от Дульниканского перевала // Амгунь-Селемджинская экспедиция Академии наук СССР. Ч. 1. Л., 1934. С. 109—242.

Сочава В. Б. Пацифика в ландшафтно-географическом понимании // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. 1966. Вып. 12. С. 3—7.

Шлотгауз С. Д. Растительный мир субокеанических высокогорий. М., 1990. 225 с.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 30 VI 1998

SUMMARY

Factors that have formed the mire are considered. Microcomplex and mesocomplex types of the mire are described. Typical samples of microcomplex types are adduced.

© И. В. Волков, А. С. Ревушкин

К ИЗУЧЕНИЮ ТЕМПЕРАТУРНОГО РЕЖИМА ПОДУШКОВИДНЫХ РАСТЕНИЙ ЮГО-ВОСТОЧНОГО АЛТАЯ

I. V. VOLKOV, A. S. REVUSHKIN. ON THE STUDY OF WARM-UP REGIME CUSHION PLANTS
IN SOUTH-EASTERN ALTAI

Установлено, что внутри исследованных подушковидных растений юго-восточного Алтая создается относительно стабильный температурный режим, отличный от такового окружающей среды.

Ключевые слова: подушковидные растения, температурный режим, юго-восточный Алтай.

Подушковидные растения (ПР) на юго-восточном Алтае обитают в высокогорном и горно-степном поясах и образуют 2 экологические группы: криофитных и ксерофитных подушечников. Криофитные подушечники встречаются преимущественно в верхней части альпийского пояса на водоразделах, плакорных участках и осыпях. Ксерофитные подушечники приурочены в основном к бортам обширных котловин с относительно засушливым климатом.

Экология ПР достаточно хорошо изучена на Памире (Заленский, 1948; Станюкович, 1948; Кривоногова, 1960). На территории Горного Алтая в распространении пульвинофлоры в целом наблюдаются те же закономерности, обусловленные семиаридным климатом и горным рельефом. С другой стороны, климат Горного Алтая имеет свои особенности: в местах распространения криофитных ПР в Горном Алтае выпадает больше осадков, чем на Памире (например, в долине р. Актру среднегодовое количество осадков превышает 700 мм); существенны также различия в температурном режиме. По мнению В. П. Седельникова (1988), данный тип растительности на Алтае находится на своей северной границе распространения.

Цель работы — изучение температурного режима внутри растений-подушек.

Материал и методика

Исследования проводили в июле 1998 г. в сообществах криофитных и ксерофитных подушечников. Криофитные подушечники с доминированием *Potentilla biflora* Willd. изучали на выложенном водоразделе Курайского хребта, в верховьях р. Ортолык на высоте 2900 м над ур. м., где они распространены на каменистых субстратах. Ксерофитные подушечники с доминированием *Oxytropis tragacanthoides* Fisch. изучали в долине р. Чаган-Узун на высоте 1750 м над ур. м., где они распространены в основном на глинисто-щебнистых субстратах.

В ходе исследования учитывали нестабильность температурных показателей климата в высокогорьях, выражающуюся в частых колебаниях температуры, что на фоне относительно невысокой средней дневной температуры является, по нашему мнению, сильным стрессовым фактором, влияющим на жизнедеятельность растений. Следовательно, средняя дневная температура без учета данного фактора не является объективным показателем температурного режима растений высокогорий. Для измерения температуры использовали четырехканальный электронный термометр. Температурные измерения в сообществах криофитных подушечников проводили с интервалом 30 мин непосредственно над поверхностью подушки, на поверхности и в толще подушки на разной глубине. Измеряли температуру у ПР *Potentilla biflora* различных размеров (большое растение: 75 см дл., 52 см шир., 15 см выс.; малое растение: около 23 см в диам., 10 см выс.); проводили сравнительные измерения температуры *P. biflora* и ПР *Rhodiola coccinea* Royle примерно одинаковых размеров. Периодически измеряли температуру поверхности субстрата и растений других жизненных форм.

В сообществах ксерофитных подушечников с интервалом в 1 ч измеряли температуру внутри подушковидного растения *Oxytropis tragacanthoides* (70 см в диам., 50 см выс.) на разных глубинах, температуру воздуха и поверхности субстрата.

Результаты и обсуждение

Изменения температуры в «подушках» остролодочника и лапчатки и в окружающей среде показаны на рис. 1 и 2. Видно, что температурный режим внутри ПР более стабилен, чем у прилегающего слоя воздуха. Разница между максимальной и минимальной температурами в толще подушки крупного экземпляра *Potentilla biflora*, измеренными в течение дня на глубине 14 см, не превышает 2.2 °С; в несколько меньшем экземпляре на глубине 10 см — 3 °С. Разница между максимальной и минимальной температурами поверхностного слоя крупной подушки на глубине 2 см достигала 5.4 °С. На этом фоне амплитуда дневных колебаний температуры прилегающего к растению слоя воздуха достигает 12 °С, причем в течение 1.5 ч температура воздуха изменяется на 10.2 °С (рис. 1). Надо отметить, что в день, когда проводились измерения, не было заморозков, довольно часто отмечаемых на больших высотах не только ночью, но и днем, в результате которых перепады температур могут достигать гораздо больших значений. Средняя температура внутри ПР *P. biflora* оказалась выше средней температуры окружающего воздуха примерно на 2 °С.

В ходе исследований была выявлена интересная особенность исследуемых растений: вопреки ожиданиям, после холодной ночи в 6 ч 30 мин утра, когда температура почвы была значительно ниже 0 °С (что привело к замерзанию воды), температура на поверхности подушки составляла -0.4 °С, а температура травянистых растений *Papaver pseudocanescens* М. Рор. и *Saxifraga hirculus* L. — соответственно -1.4 и -0.4 °С; внутри крупных ПР сохранялась температура +7.5 °С.

Измерения дневного температурного режима двух особей *Potentilla biflora* различного размера показывают, что при приблизительно одинаковых средних температурах внутри подушек (6.7 °С в малой и 7.2 °С в большой) температурный режим большого растения более стабилен по сравнению с меньшим экземпляром. При сравнении температур внутри подушек *Potentilla biflora* и *Rhodiola coccinea* приблизительно равных размеров выявлено, что при более-менее одинаковых показателях динамики

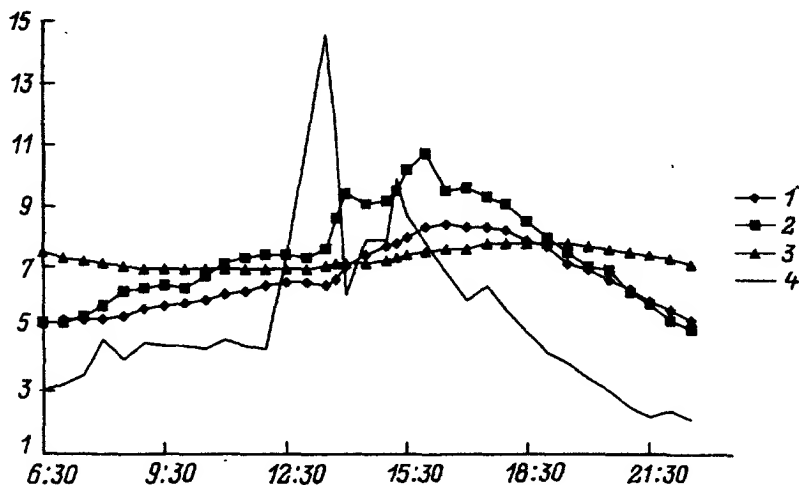


Рис. 1. Температурный режим двух экземпляров *Potentilla biflora* 14 VII 1998.

Динамика дневных температур: 1 — в малой «подушке» на глубине 10 см, 2 — в большой «подушке» на глубине 2 см, 3 — в большой «подушке» на глубине 14 см, 4 — воздуха над поверхностью подушки (в 2 см). По оси ординат — температура, °С; по оси абсцисс — время, ч.

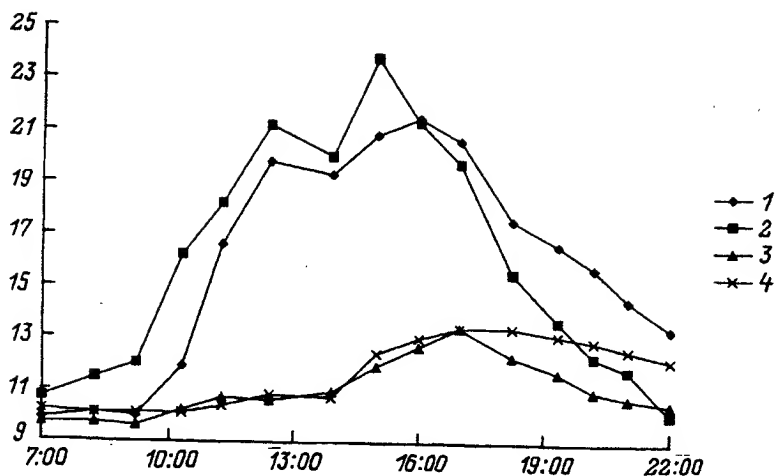


Рис. 2. Температурный режим *Oxytropis tragacanthoides*, 20 VII 1998.

Динамика дневных температур: 1 — поверхности субстрата рядом с растением, 2 — воздуха на высоте 2—30 см, 3 — в «толще подушки» на глубине 10 см, 4 — в толще «подушки» на глубине 20 см. По оси ординат — температура, °C; по оси абсцисс — время, ч.

температурного режима внутри растений температурный режим *Potentilla biflora* несколько более стабилен. Это позволяет предположить, что температурный режим ПР в какой-то мере зависит от особенностей их строения.

При изучении ксерофитного ПР *Oxytropis tragacanthoides* выявлено, что температурный режим внутри подушки более стабилен, чем температурный режим ближайшего слоя воздуха и поверхности субстрата (рис. 2). Разница колебаний температуры внутри подушки днем по результатам 3-дневных измерений не превышает 3.3 °C, в то время как разница максимальных и минимальных температур прилегающего к растению воздуха и субстрата на глубине 4—5 см за тот же период достигает соответственно 13.7 и 11.6 °C. Средняя температура внутри подушковидного растения на глубине 10 см ниже таковой поверхности субстрата и прилегающего воздуха в среднем на 3—4 °C.

При изучении температурного режима растений-подушек на Памирской биологической станции измерения температуры подушек, почвы и воздуха проводили термoeлектрическим методом с использованием медноконстантных термопар. Отмечалось, что ПР слабее прогреваются днем и охлаждаются ночью, хотя ни в общем характере изменений температуры, ни в ее абсолютных значениях между подушкой и почвой не имеется существенных различий. Был сделан вывод, что своеобразное морфологическое строение растений-подушек не создает им преимуществ в отношении изученных факторов по сравнению с другими распространенными здесь жизненными формами (Заленский, 1948). Анализ приведенных О. В. Заленским (1948) данных показал, что измерения температурного режима, проводимые с большим временным интервалом (3 ч), не отражают в полной мере фактора нестабильности температурного режима в высокогорьях, поэтому полученные автором результаты, по нашему мнению, не совсем корректно отражают температурный режим растений.

Проведенные нами на территории Горного Алтая исследования с применением электронного термометра позволяют сделать несколько другие выводы. Можно утверждать, что ПР юго-восточного Алтая обладают способностью к относительной терморегуляции, что подтверждает предположение о способности ПР к поддержанию благоприятного температурного режима (Нахуцришвили, 1981, и др.). Внутри исследованных ПР создается довольно стабильный температурный режим, способствующий нивелированию резких колебаний температуры, благодаря чему растения с подобной жизненной формой в какой-то мере избегают температурных стрессов в экстремаль-

ных условиях. В высокогорьях, в условиях, близких к пределу существования высших растений, данная адаптационная особенность ПР может иметь для них решающее значение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Заленский О. В.* О температурном и водном режиме растений-подушек // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 6. С. 571—581.
- Кривоногова М. Б.* Подушечники и колючеподушечники, их географическое распространение и основные особенности // Проблемы ботаники. М.; Л., 1960. Т. 5. С. 243—253.
- Нахуришвили Г. Ш.* Особенности структуры и режима развития высокогорных растений. М., 1981. 123 с.
- Седельников В. П.* Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск, 1988. 222 с.
- Станюкович К. В.* Альпийские подушечники как своеобразный тип высокогорной растительности // Природа. 1948. № 5. С. 468—496.

Томский государственный университет

Получено 10. III 1999

SUMMARY

It is shown that within the cushions there is the stable warm-up regime which differ from changeable temperature regime of the environment. This feature is considered as an adaptation of pulvinate plants to mountain conditions.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 561.737 : 551.781.41 (571.56)

© И. А. Озеров

НАХОДКА ЛИСТЬЕВ РОДА *PARAMYRTACIPHYLLUM* (MYRTACEAE) В НИЖНЕМ ЭОЦЕНЕ СЕВЕРНОЙ ЯКУТИИ

I. A. OZEROV. FINDING OF THE LEAVES OF THE GENUS *PARAMYRTACIPHYLLUM* (MYRTACEAE) IN THE LOWER EOCENE OF NORTHERN YAKUTIA

Впервые в нижнеэоценовых отложениях арктического побережья Якутии обнаружены многочисленные остатки листьев, описываемые как вымерший род *Paramyrtaciphyllum* gen. nov.; все они принадлежат к одному виду *P. agapovii* sp. nov. Даны макро- и микроморфологические характеристики листьев и обоснование выделения описываемого таксона. Приведены основные показатели климата раннего эоцена для района существования кенгдейской флоры, в состав которой входил описываемый вид.

Ключевые слова: эоцен, ископаемые растения, новый род, новый вид, *Paramyrtaciphyllum*, *Myrtaceae*.

Первые сборы комплекса ископаемых растений из района низовьев р. Лены были сделаны А. А. Межвилком и определены Э. Н. Кара-Мурзой (Межвилк, 1958). В дальнейшем сборы осуществлял О. В. Гриненко из отложений кенгдейской свиты, выходы которой обнаружены в среднем течении р. Кенгдей (Буданцев, 1983). Отсюда же получен богатый спорово-пыльцевой комплекс (Фрадкина, Киселева, 1976). Сборы 1986 г. значительно дополнили сведения о кенгдейской флоре за счет большого числа ископаемых листьев и их хорошей сохранности (Буданцев и др., 1989; Буданцев, Озеров, 1990). Полученные для разреза кенгдейской свиты достаточно подробные палеопалинологические и палеоботанические характеристики дали возможность выделить в пределах севера Якутии нижнеэоценовый региональный стратиграфический горизонт и дать ему наименование «кенгдейский» (Буданцев и др., 1989).

При проведении полевых работ в 1989 г. близ устья р. Князь-Юрэгэ, правого притока р. Кенгдей, в правом висячем крыле пологого надвига разреза кенгдейской свиты были обнаружены многочисленные отпечатки листьев. Они заключены в алевролитах и разнотермических песчаниках, находящихся между 3 пластами бурого угля. Подавляющая часть из обнаруженных отпечатков листьев принадлежит к роду *Paramyrtaciphyllum* Ozerov gen. nov. Все они относятся к одному виду *P. agapovii* Ozerov sp. nov.¹

Современные представители семейства миртовых входят в состав тропических и субтропических флор с центром большого систематического разнообразия в Австралии и многочисленными родами в Южной Америке. R. McVaugh (1956) при описании жилкования у тропических американских миртовых отмечает, что краевая жилка является характерной и очень четкой особенностью их листа. По одной схеме краевая жилка малоаметно изгибается между вторичными жилками и, таким образом, является почти прямой, за исключением того места, где она следует за искривлением края листа. При такой схеме поведения краевой жилки вторичные жилки могут идти прямо от средней к краевой и входить в нее почти под острыми углами. Имеется

¹ Вид назван в честь трагически погибшего сотрудника Якутского института геологических наук СО РАН В. Агапова. При его непосредственном участии был собран описываемый ископаемый материал.

очень незначительная тенденция (а иногда она может и вообще отсутствовать) к повороту вторичных жилок в сторону верхушки листа на участке входа их в краевую жилку. По другой схеме окончания вторичных жилок соединены через ряд дуг и петель, которые вместе образуют краевую жилку. Она может быть толще, чем вторичные жилки, которые так сильно утончены к окончаниям, что можно лишь с трудом уловить точки соединения их с краевой жилкой.

В. Hyland (1983) и Е. Klucking (1988) очень четко указывают на присутствие 2 вышеприведенных схем жилкования у зрелых листьев различных видов миртовых даже в пределах одного и того же рода. Таким образом, выделение новых таксонов, основанное единственно на макроморфологии листа, следует рассматривать с особой осторожностью.

Для диагностики миртовых наряду с данными макроморфологии определенную таксономическую ценность представляют признаки эпидермы листа. У ряда видов, выделенных А. Я. Штрюмберг (1956) для исследования и принадлежащих к семействам *Aquifoliaceae* (*Ilex* L.) и *Myrtaceae* (*Eucalyptus* L'Herit), был обнаружен устьичный комплекс с характерным сплошным кольцом из околоустьичных клеток (от 4 до 7), примыкающих одна к другой по всей длине смежных поперечных стенок. Эти клетки уже, чем основные клетки эпидермы. Такой тип устьичного комплекса с характерным кольцом из околоустьичных клеток назван энциклоцитным, или кольцеклетным (Штрюмберг, 1956; Баранова, 1985, 1990). Ранее устьичный комплекс, образованный кольцом из опоясывающих клеток, был обнаружен Н. Bandulska (1931) у ископаемых и современных таксонов сем. *Myrtaceae*.

Присутствие у исследуемого таксона макроморфологических и микроморфологических признаков листа, установленных с помощью светового и сканирующего электронного микроскопов, позволяет нам провести их сравнение и выявить некоторые общие черты с современными и ранее изученными ископаемыми представителями сем. *Myrtaceae*. Так, описываемый таксон имеет некоторое сходство по признакам эпидермы с родом *Myrtaciphyllum*, предложенным D. Christophel и S. Lys (1986) для фоссилизированных листьев из эоцена Виктории (Австралия). Основываясь преимущественно на различиях в строении эпидермы, авторы в составе рода выделили 2 вида — *Myrtaciphyllum undulatum* Christophel et Lys и *M. douglassi* Christophel et Lys. Эти виды практически неразличимы по макроморфологии листа. Для них характерны простые, цельнокрайные листья от ланцетной до эллиптической формы с острой, иногда притупленной верхушкой, в основании клиновидные. Среди крупных листьев преобладают эллиптические, более мелкие имеют ланцетную форму. Жилкование брохидодромное, главная жилка прямая, выступающая, значительно толще вторичных жилок. Последние, отходящие от нее под углом от 40 до 80°, почти все следуют до края листовой пластинки, где их окончания соединяются в краевую жилку, параллельную краю листа. Жилки 3-го порядка проходят косо к вторичным жилкам, образуя параллельные анастомозы. Пространство между третичными жилками заполнено прямыми или слегка коленчато изгибающимися жилками 4-го порядка, образующими замкнутые ячейки разнообразной формы. Благодаря сохранившимся клеткам верхней и нижней эпидермы авторы смогли провести микроморфологическое исследование рода *Myrtaciphyllum*, которое показало, что у данного рода листья гипостоматные, ориентация устьиц хаотичная. Устьичный комплекс аномоцитный с 3—6 околоустьичными клетками. На верхней и нижней эпидерме иногда имеются трихомы и гидатоды. Антиклинальные стенки основных эпидермальных клеток прямые или волнистые. Типовым видом этого рода является *M. undulatum*. Основные различия в строении верхней и нижней эпидермы у 2 австралийских ископаемых видов рода *Myrtaciphyllum* мы рассмотрим ниже, при сравнении их с предлагаемым нами монотипным родом *Paramyrtaciphyllum* gen. nov.

Род *Paramyrtaciphyllum* Ozerov gen. nov.

Paramyrtaciphyllum agapovii Ozerov sp. nov.

(табл. I, 1—3; II, 1, 2; III, 1, 2; IV, 1—5)

Leaves simple, entire, lanceolate, broadly lanceolate, 5.5—18.0 cm long, 1.5—7.0 cm wide, petiole up to 3 cm long. Bases cuneate, tapering to the petiole. Venation brochidodromous, endings of the lateral veins forming slightly flexuous marginal vein. Ateral veins dense, subperpendicular to the middle vein, thinner interject veinlets passing between them. Tertiary veins forming diagonal anastomoses. Leaves hypostomatic. Stomatal complex encyclocytic. Main epidermal cells isodiametric with straight anticlinal walls, having orboid or slit-like pits bounded by protruding walls. Upper and lower leaf surfaces bearing orboid and elongate bases of trichomes, the latter present only on the undersides. Orboid trichome bases surrounded by radial groups of main epidermal cells.

Holotype: leaf impression, East Siberia, lower reaches of Lena river, Northern Kharaulakh, Kengdey river basin, Kengdey formation, Lower Eocene. Collection BIN 959, spec. 246 (plate I, 1).

Isotypes. Leaf impressions and their upper and lower epidermis, East Siberia, lower reaches of Lena river, Northern Kharaulakh, Kengdey river basin, Kengdey formation, Lower Eocene. Collection BIN 959, spec. 247 (plate II, 1, 2), spec. 247 (plate III, 1—3), spec. 248 (plate I, 3; IV, 1—5).

Листья цельнокрайные, ланцетные, широколанцетные, 5.5—18.0 см дл. и 1.5—7.0 см шир., черешок до 3 см дл. Основания клиновидные, избегающие к черешку. Жилкование брехидодромное, окончания боковых жилок образуют слабоизвилистую главную жилку. Боковые жилки частые субперпендикулярные средней жилке. Между основными проходят более тонкие промежуточные жилки. Жилки 3-го порядка образуют диагональные анастомозы. Листья гипостоматные. Устьичный комплекс циклоцитный. Основные эпидермальные клетки изодиаметрические с прямыми антиклинальными стенками. На верхней и нижней поверхностях листа расположены круглые и продолговатые основания трихом. Основания округлых трихом окружены радиальными группами основных эпидермальных клеток. На жилках располагаются основания трихом продолговатой формы с утолщенными выступающими стенками. Основные эпидермальные клетки имеют углубления округлой или щелевидной формы, ограниченные выступающими стенками.

Голотип: отпечаток листа, Восточная Сибирь, низовья р. Лены, Северный Кхараулах, бассейн р. Кенгдей, кенгдейская свита, нижний эоцен. Колл. БИН 959, бр. 246 (табл. I, 1).

Изотипы. Отпечатки листьев и их верхняя и нижняя эпидерма, те же местонахождение и коллекция, бр. 247 (табл. II, 1, 2), бр. 247 (табл. III, 1—3), бр. 248 (табл. I, 3; табл. IV, 1—5).

Материалом являются несколько сотен отпечатков листьев хорошей сохранности. 60 наиболее полно сохранившихся отпечатков листьев нами исследовано отношение длины листовой пластинки к ширине. Из них 28 имеют ланцетную форму, т. е. это отношение составляет 10 : 3 (бр. 247, табл. II, 1; бр. 247, табл. III, 2); 32 отпечатка имеют широколанцетную форму, у них это отношение составляет 10 : 4 (бр. 246, табл. I, 1; бр. 247, табл. II, 2; бр. 247, табл. III, 1, 3). Отпечатки листьев ланцетной формы имеют 5.5—14.5 см дл. и 1.4—4.5 см шир., широколанцетной — 0—18 см дл. и 4—7 см шир. Край листа цельный, верхушка заостренная. Основание клиновидное, иногда слегка избегающее на черешок. Длина черешка у крупных листьев составляет 2.5—3.0 см. Жилкование брехидодромное. Главная жилка прямая, выступающая, плавно переходящая в черешок. Листья с парами внутренних и наружных краевых жилок, идущих от основания листа к его верхушке на расстоянии

менее 1 мм внутрь от края листа. Частые прямые третичные жилки соединяют внутреннюю пару краевых жилок с внешней. В средней части листа параллельные третичные жилки проходят несколько косо к краевым (табл. I, 2). Жилки 2-го порядка частые (3 на 1 см), прямые или слегка дуговидные, иногда у краевой жилки немного отогнутые, в 5—6 раз тоньше главной жилки, отходят от нее под углом от 65 до 75°. При соединении этих жилок с краевой последняя плавно изгибается или на ней образуется синус (табл. I, 3). Вторичные жилки у края листа, а также при соединении с внутренней краевой жилкой слегка утончаются. Вторичные жилки иногда дают перпендикулярные ответвления. Между жилками 2-го порядка имеются так называемые вставочные, или промежуточные, жилки (табл. I, 3). Они идут от главной или вторичной жилки вниз, часто соединяются с внутренней краевой жилкой, но не приводят ее к изгибу или образованию на ней синуса. Третичные жилки слабоизогнутые, параллельные, косо направленные к вторичным и промежуточным жилкам (табл. I, 3). Жилки 4-го порядка слабоизогнутые, образуют закрытые ареолы неправильной формы, в которых видны от одного до трех раз разветвленные окончания жилок (табл. I, 2, 3). Листья гипостоматные, устьичный комплекс энциклоцитный с узким сплошным кольцом околоустьичных клеток, не образующим правильной окружности. Околоустьичные клетки отличаются от остальных эпидермальных клеток некоторой округлостью очертаний (размеры 26 × 20 мкм). В процессе фоссилизации некоторые околоустьичные клетки частично потеряли свои радиальные стенки, также исчезли и замыкающие клетки устьиц (табл. IV, 1). Число околоустьичных клеток больше 4. Основные эпидермальные клетки обеих сторон листа изодиаметрические, одинаковые по размеру, с округло-прямолинейными очертаниями антиклинальных стенок (табл. IV, 1, 2). Внешние стенки клеток верхней эпидермы имеют углубления эллиптической или щелевидной формы от 3 до 10 мкм дл. (табл. IV, 2), которые нужно отличать от оснований простых сидячих трихом, располагающихся как на верхней, так и на нижней эпидерме и имеющих округлую или продолговатую форму. Округлые основания трихом (10 мкм в диам.) окружены радиальными группами основных эпидермальных клеток (табл. IV, 3, 5); продолговатые основания трихом (15 мкм дл., 10 мкм шир.) имеют утолщенные выступающие стенки (табл. IV, 4).

По результатам подробного рассмотрения эоценовых ископаемых остатков сем. *Myrtaceae* из Австралии (Christophel, Lys, 1986; Christophel, 1989; Greenwood, 1991), Северной Америки (Berry, 1914, 1916; Chaney, Sanborn, 1933; MacGinitie, 1941, 1953, 1969, 1974), Англии (Bandulska, 1931), Центральной Европы (Knobloch et al., 1996), западной Камчатки (Budantsev, 1994), Дальнего Востока (Федотов, 1975), Восточного Казахстана (Ильинская, 1986) видно, что для более точного определения новых таксонов наряду с данными по макроморфологии листа исключительно важны микроморфологические признаки. Используя микроморфологические и макроморфологические признаки листа, Christophel и Lys (1986) наиболее достоверно описали род *Myrtaciphyllum* из эоцена Австралии. Как было отмечено выше, 2 описанных вида из данного рода невозможно различить по макроморфологическим признакам листа, тогда как их эпидермы очень хорошо различаются. Так, вид *M. undulatum* имеет волнистые антиклинальные стенки основных эпидермальных клеток, простые и многоклеточные основания трихом как на верхней, так и на нижней поверхности листа, устьичный комплекс аномоцитный с 3 околоустьичными клетками. Вид *M. douglasii*, напротив, имеет прямые стенки основных эпидермальных клеток, на обеих поверхностях листа отсутствуют основания трихом, на нижней эпидерме имеются гидатоды, устьичный комплекс как аномоцитный с 3—6 околоустьичными клетками, не отличающимися от остальных основных эпидермальных клеток, так и энциклоцитный с 3—4 околоустьичными клетками, более узкими, чем основные клетки эпидермы.

Описываемый нами *Paramyrtaciphyllum agapovii* имеет ряд общих признаков эпидермы с видом *Myrtaciphyllum douglasii*, а именно наличие прямых антиклинальных стенок основных эпидермальных клеток обеих поверхностей листа, энциклоцит-

ный устьичный комплекс с 5—7 околоустьичными клетками. Хотя у описываемого нами таксона, как и у *M. undulatum*, имеются основания простых трихом, но отсутствуют гидатоды. По макроморфологическим признакам листья австралийского рода *Paramyrtaciphyllum* и описываемого нами рода *Paramyrtaciphyllum* практически различить достаточно трудно.

Используя данные исследований макро- и микроморфологии листа, Bandulska (1931) описала 2 вымерших вида рода *Tristania* R. Br. и сравнила их с некоторыми современными видами из данного рода. При сравнении вымерших видов *T. bournensis* Band. из эоценовых слоев Борнмута и *T. toscana* Band. из плиоцена Таскании с эоценовым северо-якутским *Paramyrtaciphyllum agapovii* можно обнаружить следующие черты сходства признаков эпидермы. У *Tristania bournensis* и *T. toscana* устьичный комплекс включает от 3 до 7 околоустьичных клеток, окружающих сплошным кольцом замыкающие клетки. Аналогичный энциклоцитный устьичный комплекс у *Paramyrtaciphyllum agapovii* имеет 5—7 околоустьичных клеток, примыкающих друг к другу поперечными радиальными стенками по всему периметру. В обоих случаях околоустьичные клетки гораздо уже основных эпидермальных клеток нижней эпидермы. Бывают случаи, когда при фоссилизации замыкающие клетки совсем исчезают, оставляя пространство, окруженное отчетливым кольцом околоустьичных клеток. Наряду с вымершими миртовыми *Tristania bournensis*, *T. toscana* и *Paramyrtaciphyllum agapovii* такой тип устьичного комплекса можно наблюдать у современного вида *Tristania laurina* R. Br. Стенки околоустьичных клеток ископаемых растений во время процесса фоссилизации могут полностью или частично разрушаться, поэтому определить точное их количество в кольце не всегда удается. Однако число околоустьичных клеток у рода *Paramyrtaciphyllum* больше 4, тогда как в роде *Tristania* их может быть 3. У эоценовых видов *T. bournensis* и *Paramyrtaciphyllum agapovii* стенки основных эпидермальных клеток обеих поверхностей листа прямые в отличие от волнистых стенок у плиоценового вида *Tristania toscana*. У основных эпидермальных клеток верхней поверхности листа описываемого нами таксона, а также вымерших и современных видов рода *Tristania* имеются углубления, ограниченные хорошо заметными стенками. Эти углубления беспорядочно рассеяны или собраны в небольшие четко видные группы, их форма изменяется от округлой до щелевидной. Они всегда отличимы от оснований трихом. Для современных и вымерших видов рода *Tristania* характерно наличие трихом, которые также присутствуют на верхней и нижней эпидерме у *Paramyrtaciphyllum agapovii*. Базальные части одноклеточных трихом у эоценовых видов *Tristania bournensis* и *Paramyrtaciphyllum agapovii* окружены радиальными группами основных эпидермальных клеток и по виду напоминают трихомы современного вида *Tristania laurina*. Трихомы с утолщенными основаниями, располагающиеся на мелких жилках, встречаются как у плейстоценового вида *T. toscana*, так и у северо-якутского эоценового вида *Paramyrtaciphyllum agapovii*. Значительное сходство формы листа и характера жилкования вымерших и современных видов рода *Tristania*, изученных Bandulska (1931), с описываемым родом *Paramyrtaciphyllum* не позволяет нам дифференцировать данные таксоны по макроморфологии листа.

Таким образом, для более достоверного определения представителей сем. *Myrtaceae* наряду с данными макроморфологии листа необходимо использовать и данные микроморфологии, в частности тип устьичного комплекса, а также в подавляющих случаях — присутствие или отсутствие трихом. Использование этих признаков при анализе ископаемого материала и позволило нам описать в кенгдейской раннеэоценовой флоре арктического побережья Якутии новый таксон из сем. *Myrtaceae*.

По результатам изучения палеогеновых палинофлор северной и восточной Якутии И. А. Кулькова (1973) описала пыльцу *Myrtaceidites jacuticus* Kulkova, которая входит в состав палинокомплексов с типичными термофильными таксонами нижнеэоценового кенгдейского и среднеэоценового тастахского стратиграфических горизонтов, а также верхнеэоценовой эльгандинской свиты Индигиро-Зырянского прогиба (Кулькова, 1973; Лаухин и др., 1988; Буданцев и др., 1989). Основываясь на

палеонтологических данных и изученных нами ископаемых остатках листьев, можно предположить, что на протяжении всего эоцена во флорах данного региона присутствовал представитель сем. *Myrtaceae*, описанный нами как *Paramyrtaciphyllum agapovii*.

Местонахождение и материал: низовья р. Лены, Северный Хараулах, бассейн р. Кенгдей, кенгдейская свита, нижний эоцен. Колл. БИН 959, обр. 246—248.

Современные миртовые, как и другие семейства, входящие в состав тропических и субтропических флор, чувствительны ко многим экологическим факторам. Изучение терминальной флоэмы листа, проведенное Ю. В. Гамалеем (1990), позволило ему найти закономерность экологического распределения терминальной флоэмы, исходя из температурных кривых симпластической загрузки. Так, выделенный им открытый тип флоэмы с симпластической загрузкой ассимилятов характерен преимущественно для вечнозеленых деревьев и лиан тропиков и субтропиков. Открытый тип флоэмы является менее энергоемким и более естественным, но очень чувствителен к холоду. Исследования показали, что проницаемость плазмодесм снижается уже при +10 °C, а при +2 °C симпластический транспорт прекращается полностью (Tammes et al., 1969; Geiger, Sovonik, 1975; Oross et al., 1986; Turgeon, Wimmers, 1988). Для большинства таксонов, включая миртовые, прослеживается связь открытого типа терминальной флоэмы не с современными, а с исходными условиями, в которых они формировались (Гаммалей, 1990 : 94).

Таким образом, экологические условия существования ископаемого таксона *Paramyrtaciphyllum agapovii*, весьма вероятно, не должны существенно отличаться от условий, в которых обитают современные миртовые. Минимальная температура самого холодного месяца не могла опускаться ниже +2 °C в течение продолжительного времени, так как это привело бы к выпадению данного термофильного таксона из состава флоры. Этот факт подтверждается присутствием в кенгдейской раннеэоценовой флоре теплолюбивых крупнолистных видов из родов *Liquidambar*, *Alangium*, *Platanus*, *Juglans*, *Vitis*, *Quercus*. Ниже приведены основные показатели климата нижнего эоцена для района бассейна р. Кенгдей (материалы Л. Б. Голловневой).

Температура, °C: средняя годовая — +9.7, самого теплого месяца — +18.6, самого холодного месяца — +1.6.

Количество осадков, мм: за вегетационный период — 1235, для 3 самых сухих месяцев — 289, среднее ежегодное — 1674.

Продолжительность вегетационного периода — 6 мес.

В нашей коллекции совместно с остатками листьев рода *Paramyrtaciphyllum* также встречаются плоды довольно хорошей сохранности. Последующее их изучение позволит нам на уровне репродуктивных структур выявить одну из наиболее древних филетических линий сем. *Myrtaceae*, существовавших в эоцене на севере Азии.

В заключение выражаю благодарность сотруднику ЯИГН СО РАН В. С. Имаеву за помощь в сборе коллекции ископаемых растений, а также Л. Ю. Буданцеву и И. А. Ильинской за ценные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранова М. А. Классификация морфологических типов устьиц // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1585—1595.
- Баранова М. А. Принципы сравнительно-стоматографического изучения цветковых растений. Л., 1990. 69 с. (Комаровские чтения; № 38).
- Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л., 1983. 156 с.
- Буданцев Л. Ю., Озеров И. А. Новые находки отпечатков листьев *Alangium* в палеоэоценовых отложениях Северо-Востока СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 4. С. 549—556.
- Буданцев Л. Ю., Фрадкина Л. Ф., Гриненко О. В. и др. Северное Верхоянье // Палеоген и неоген Северо-Востока СССР. Якутск, 1989. С. 12—25.
- Гамалей Ю. В. Флоэма листа. Л., 1990. 144 с.

Ильинская И. А. Палеогеновые флоры горы Киин-Кериш и их новые виды (Восточный Казахстан) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 9. С. 1193—1202.

Кулькова И. А. Палинологические исследования эоценовых отложений Яно-Индибирской низменности. Новосибирск, 1973. 116 с.

Лаухин С. А., Ахметьев М. А., Фрадкина А. Ф., Зырянов Е. В. Палинологическая характеристика кунгинского палеогена севера Якутии // ДАН СССР. 1988. Т. 229. Вып. 3. С. 686—689.

Межвиц А. А. Третичные отложения Северного Хараулаха // Тр. НИИ геологии Арктики. 1958. Т. 80. Вып. 5. С. 24—37.

Федотов В. В. О некоторых теплолюбивых представителях эоценовой флоры Райчихинской области // Материалы по палеоботанике и стратиграфии континентальных отложений советского Дальнего Востока. Владивосток, 1975. С. 36—52.

Фрадкина А. Ф., Киселева А. В. Палеогеновые комплексы спор и пыльцы Западной Якутии // Этюды по палеофитологии Сибири. М., 1976. С. 30—51.

Штрэмберг А. Я. К вопросу о классификации устьичных типов в листьях двудольных растений // Тр. Тбилис. н.-и. хим.-фармац. ин-та. 1956. Кн. 8. С. 51—67.

Bandulska H. On the cuticles of some recent and fossil *Myrtaceae* // Bot. J. Linn. Soc. 1931. Vol. 48. P. 657—671.

Berry E. W. The affinities and distribution of the Lower Eocene flora of southeastern North America // Proc. Am. Philos. Soc. 1914. Vol. 53. P. 129—250.

Berry E. W. The Lower Eocene flora of southeastern North America // U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. 1916. N 91.

Budantsev L. Yu. The fossil flora of the Paleogene climatic optimum in North Eastern Asia // Cenozoic plants and climates of the Arctic. Berlin, 1994. P. 297—313.

Chaney R. W., Sanborn E. I. The Goshen flora of west central Oregon // Contrib. Paleontol. Carnegie Inst. Washington Publ. 1933. N 439. P. 1—103.

Christophel D. C. Evolution of the Australian flora through the Tertiary // Plant Syst. Evol. 1989. Vol. 162. P. 63—78.

Christophel D. C., Lys S. D. Mummified leaves of two new species of *Myrtaceae* from the Eocene of Victoria, Australia // Aust. J. Bot. 1986. Vol. 34. P. 649—662.

Geiger D. R., Sovonik S. A. Effects of temperature, anoxia and other metabolic inhibitors // Transport in plants. Berlin, 1975. Vol. 1. P. 256—288.

Greenwood D. R. Middle Eocene megaflores from central Australia: earliest evidence for Australian sclerophyllous vegetation // Am. J. Bot. 1991. Vol. 78 (Suppl. to N 6). P. 114—115.

Hyland B. P. M. A revision of *Syzygium* and allied genera (*Myrtaceae*) in Australia // Aust. J. Bot. Suppl. Ser. 1983. N 9. P. 1—164.

Klucking E. P. Leaf venation patterns. Berlin, 1988. Vol. 3. 278 p.

Knobloch E., Konzalova M., Kvaček Z. Die obereozäne Flora der Staré Sedlo-Schichtenfolge in Böhmen (Mitteleuropa) // Rozprawy Českého geologického ústavu. 1996. Sv. 49. P. 102—105.

MacGinitie H. D. A Middle Eocene flora from the central Sierra Nevada // Contrib. Paleontol. Carnegie Inst. Washington Publ. 1941. N 534. P. 1—178.

MacGinitie H. D. Fossil plants of the Florissant Beds, Colorado // Contrib. Paleontol. Carnegie Inst. Washington Publ. 1953. N 599. P. 1—198.

MacGinitie H. D. The Eocene Green River flora of northwestern Colorado and northeastern Utah // Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. 1969. Vol. 83. P. 1—140.

MacGinitie H. D. An early Middle Eocene flora from the Yellowstone-Absaroka volcanic province, northwestern Wind River Basin, Wyoming // Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. 1974. Vol. 108. P. 1—103.

McVaugh R. Tropical American *Myrtaceae*. Notes on generic concepts and descriptions of previously-unrecognised species // Fieldiana Bot. 1956. Vol. 29. P. 144—228.

Orass J. W., Grusak M. A., Lucas W. J. Regulation of long-distance translocation in sugar beet: structural aspects // Phloem transport. New York, 1986. P. 477—486.

Tammes P. M. L., Vonk C. R., Van Die J. Studies on phloem exudation from *Yucca flaccida* Haw. VII. Effect of cooling exudation // Acts. Bot. Neer. 1969. Vol. 18. P. 224—229.

Turgeon R., Wimmers L. E. Different patterns of vein loading of exogenous (^{14}C) sucrose in leaves of *Pisum sativum* and *Coleus blumei* // Plant Physiol. 1988. Vol. 87. P. 179—182.

© А. Д. Михеев

ОБЗОР ВИДОВ РОДА *CENTAUREA* (ASTERACEAE) ФЛОРЫ КАВКАЗА. 2. ПОДРОДЫ *LOPHOLOMA* — *TETRAMORPHEA*

A. D. MIKHEEV. SINOPSIS OF THE SPECIES OF THE GENUS *CENTAUREA* (ASTERACEAE)
FROM CAUCASUS. 2. SUBGENERA *LOPHOLOMA* — *TETRAMORPHEA*

Во второй части статьи (см.: Михеев, 1999) рассмотрены кавказские виды *Centaurea*, относящиеся к под родам *Lopholoma*, *Acrolophus*, *Phalolepis*, *Microlophus*, *Pseudoseridia*, *Rhizocalathium*, *Solstitiaria*, *Calcitrapa*, *Tetramorphaea*.

Ключевые слова: флора, Кавказ, *Centaurea*, систематика, география.

В работе приведен критический конспект кавказских видов рода *Centaurea* L. с синонимикой, типификацией, распространением по районам флоры Кавказа по форме, принятой для издания «Конспект флоры Кавказа» (Меницкий, 1991). Используются материалы кавказского, европейского и стран Передней Азии гербария, хранящегося в LE, а также гербария Пятигорской фармацевтической академии и личных сборов автора на Кавказе. В первой части (Михеев, 1999) были рассмотрены под роды *Centaurea*, *Cyanus*, *Jacea*, *Amblyopogon*, *Xanthopsis*, *Sosnovskyia*, *Odontolophus*, *Odontolophopsis*, *Pseudohyalea*, *Hyalinella*. Настоящая статья посвящена под родам *Lopholoma*, *Acrolophus*, *Phalolepis*, *Microlophus*, *Pseudoseridia*, *Rhizocalathium*, *Solstitiaria*, *Calcitrapa*, *Tetramorphaea*.

Наличие принятых состав рода и расположение под родов по системе, изложенной во «Флоре СССР» (1963) (за исключением *Psephellus*, который рассматривается в качестве самостоятельного рода).

Subgen. 11. *Lopholoma* (Cass.) Spach

Sect. 1. *Acrocentron* (Cass.) DC.

25. *C. reflexa* Lam. 1785, Encycl. Meth. Bot. 1: 675.

Описан из стран Леванта («Cette plante croit dans le Levant»), но происходит, вероятно, из Грузии. Лектотип (Габриэлян, 1995: 412): «Ibericus Jardin du Roi 1704, ex Herb. Vaillant» (P).

25a. *C. reflexa* Lam. subsp. *reflexa*. — *C. salonitana* var. *macracantha* (DC.) Boiss. et Heldr. 1856, in Boiss. Diagn. Pl. Or. ser. 2, 3: 78, p. p.

ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ЦЗ: Рюнь-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрин., Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

25b. *C. reflexa* Lam. subsp. *salonitana* (Vis.) Mikheev comb. nov. — *C. salonitana* Vis. 1829, Flora (Regensb.), 12, 1, Erg.: 23.

Описан из Югославии («...prope Salonas...»).

ЗП: Аз.-Куб. (Тамань); ЗК: Адаг.-Пшиш.; СЗЗ: Анап.-Гел.

Указан для ВК (сев.) (Ассо-Арг.?) (Гроссгейм, 1949: 499).

Средиз.; Центр. (юго-вост.), Юго-Вост., Вост. (юг), Южн. Европа; Юго-Зап. Азия (сев.-зап. Турция).

25c. *C. reflexa* Lam. subsp. *sosnovskyi* (Grossh.) Mikheev comb. nov. — *C. sosnovskyi* Grossh. 1927, Beih. Bot. Centralbl. 44, 2: 246. — *C. reflexa* Lam. var. *macracantha* C. Koch, 1851, Linnaea, 24: 429.

Описан из Южного Закавказья. Син тип: «Transcaucasia, distr. Nachitschevan, inter Ordubad et Migr, in rupestribus, 29 V 1923, A. Grossheim», «Azerbajdzan, prov. Baku, distr. Lenkoran, Zuvant, 1200—1500 m, in rupestribus, A. Grossheim» (?ТБИ).

ВЗ: Караб.; ЮЗ: Дар., Занг., Нах., Ю. Караб., Мегр.-Зан.; Т.

Юго-Зап. Азия (Иран).

Примечание. Мы приняли 3 близких таксона из родства *C. reflexa*, трудно различимых в зонах контакта, в ранге подвидов на основании следующих соображений. Исходной территорией в происхождении этих 3 рас является южная (и средиземноморская) Европа, где обитает наибольшее разнообразие форм от характерных для *C. salonitana* до *C. sosnovskyi*. При продвижении на восток разнообразие значительно

беднеет, при этом выплекаясь популяции, довольно однородные по признаку колючести листочков обертки, характерных по протологу для *C. saloniitana* (например, окрестности Геленджика). Можно сказать, что признаки, свойственные этому последнему, прослеживаются до Центральной Грузии (и даже до Карабаха). Далее на восток почти полностью доминирует раса с признаками *C. reflexa*. Однако на более южной территории усиливаются признаки чертополохообразности в связи с более аридным климатом, особенно на Армянском нагорье, где обитает преимущественно *C. sosnovskiy* (subsp. *sosnovskiy*).

Sect. 2. *Orientalis* (Hayek) Tzvel.

26. *C. orientalis* L. 1753, Sp. Pl.: 913.

Описан из Восточной Европы («...in Sibiria»).

ЗП; ВП; ЗК; ЦК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Центр., Юго-Вост., Вост. Европа.

Sect. 3. *Lopholoma* (Cass.) DC.

27. *C. scabiosa* L.

Описан из Северной Европы.

27a. *C. scabiosa* L. subsp. *apiculata* (Ledeb.) Mikheev comb. nov. — *C. apiculata* Ledeb. 1824, Index Sem. Hort. Dorpat.: 3. — *C. scabiosa* L. var. *apiculata* (Ledeb.) Ledeb. 1845, Fl. Ross. 2, 2: 701.

Описан из Крыма («...in Tauria inter Sympheropolin et Karassu-Bazar locis apricis siccis»).

ЗП: 3. Ставр.; ЗК: Уруп-Теб.; ЦК: ВК: Аско-Арт.; В. Сулак., Ман.-Самур.; ЗЗ: Абх.

Указан для ЗП: Аз.-Куб.; ВП: В. Ставр.; ЗК: Бело-Лаб.; СЗЗ: Анап.-Гел. (Галушко, 1980: 235); ВК: Кубин. (Карягин, 1961: 476).

Центр., Вост., Юго-Вост. Европа; Сев. Азия (Зап. Сиб.).

27b. *C. scabiosa* L. subsp. *adpressa* (Ledeb.) Gugler, 1907, Ann. Nat. Hung. 6: 126. — *C. adpressa* Ledeb. 1824, Index Sem. Hort. Dorpat. 3. — *C. scabiosa* var. *adpressa* (Ledeb.) DC. 1838, Prodr. 6: 580. — *C. apiculata* subsp. *adpressa* (Ledeb.) Dostal, 1976, Bot. Journ. Linn. Soc. 71: 196.

Описан из Молдавии? («...in deserto Bessarabiae»).

ЗП; ВП; ЦК: В. Кум.; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.

Указан для ЗК: Бело-Лаб. (Галушко, 1980: 235); ВЗ (Карягин, 1961: 477).

Центр. (вост. Румыния), Вост., Юго-Вост. Европа; Сев. (юг Зап. Сиб.), Ср. (сев. и вост.), Центр. (Дж.-Кашг.) Азия.

27c. *C. scabiosa* L. subsp. *pseudoscabiosa* (Boiss. et Buhse) Mikheev comb. nov. — *C. pseudoscabiosa* Boiss. et Buhse, 1860, Nouv. Mem. Soc. Nat. Moscou, 12: 131. — *C. glehnii* Trautv. 1876, Тр. Петерб. бот. сада, 4, 1: 382. — *C. buschiorum* Sosn. ex Grossh. 1949, Определ. раст. Кавк.: 500, descr. ross. — *C. ossethica* Sosn. 1963, Фл. СССР, 28: 614. — *C. pseudoscabiosa* Boiss. et Buhse subsp. *glehnii* (Trautv.) Wagenitz, 1972, Willdenovia, 6: 500. — *C. pseudoscabiosa* Boiss. et Buhse subsp. *ossethica* (Sosn.) Gabr. 1995, Фл. Армении, 9: 416. — *C. pseudoscabiosa* Boiss. et Buhse subsp. *araratica* (Aznav.) Wagenitz, 1972, Willdenovia, 6: 501. — *C. spinulosa* auct. non Rochel: Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4: 218, p. p.

Описан из Ирана. Тип: «Berge von Nemedabad bei Tabris, N 684, 12 VII 1847, Buhse» (G).

ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ЮЗЗ; ВЗ: Алаз.-Агрч., Ширв., Мург.-Муровд.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция, сев.-зап. Иран); Юго-Вост. Европа (Крым).

Примечание. В разных частях ареала подвида можно выделить разновидности: var. *pseudoscabiosa*, var. *glehnii* (Trautv.) Mikheev comb. nov. (встречающаяся чаще других), var. *ossetica* (Sosn.) Mikheev comb. nov. (мало отличающаяся от предыдущей), var. *araratica* (Aznav.) Mikheev comb. nov.

Э. Ц. Габриэлян (1995), G. Wagenitz (1975: 557, 1980: 398) принимают *C. pseudoscabiosa* в ранге вида. Нам представляется это не вполне обоснованным. Данный таксон сформировался в Закавказье исторически недавно, не ранее четвертичного периода, и связан с севернее растущими *C. apiculata*, *C. adpressa* переходными по признакам популяциями, что особенно подчеркивал Н. Н. Цвелев (1963: 507). На наш взгляд, *C. pseudoscabiosa* может рассматриваться только в ранге подвида. При освоении исключительно разнообразной экологической среды Закавказья subsp. *pseudoscabiosa* проявляется в качестве указанных выше основных разновидностей. Все они могут быть встречены на высотах от 500 до 2700—3000 м над ур. м. в разных частях ареала. *C. ossetica* отмечен О. Н. Дубовик (1990: 1580) даже в Крыму. *C. pseudoscabiosa*, считающийся свойственным низкогорьям, по данным И. И. Карягина (1961: 476), растет и на значительно больших высотах, не отличаясь в этом отношении от *C. glehnii*.

28. *C. carduiiformis* DC. 1838, Prodr. 6: 590. — *C. glehnii* Trautv. var. *bicolor* Trautv. 1876, Тр. Петерб. бот. сада, 14, 1: 382.

Описан из северо-восточной Турции. Тип: «Armenia, Aucher 3137» (G-DC, photo — LE).

ВЗ: Караб.; ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ: Ерев., Нах.
Юго-Зап. Азия (центр. и вост. Турция, сев.-зап. Иран).

Примечание. Согласно Wagenitz, в Армении растет только subsp. *orientalis* Wagenitz, 1972, Willdenowia, 6: 496, описанный им из Армении (Ширак): «Armenia: distr. Ani, in declivitatibus stepposis lapidosis inter stationem viae ferrae Ani et Bagravan, N 4677, 5 VII 1960, Czerepanov et Tzvelev», ex Herb. Fl. USSR (E, iso — BM, ERE, K, W). (В LE имеются сборы С. К. Черепанова и Н. Н. Цвелева из указанного Wagenitz места только от 30 VII 1960 и под другими номерами). Вероятно, *C. carduiiformis* имеет гибридогенное происхождение, в силу этого значительно варьирует на протяжении ареала (Габриэлян, 1995: 413), и ранжирование вида, осуществленное Wagenitz, по-видимому, нецелесообразно.

Subgen. 12. *Acrolophus* (Cass.) Spach

Sect. 1. *Maculosae* (Hayek) Dostal

29. *C. micrantha* S. G. Gmel. 1770, Reise, 1: 135 («*micranthos*»). — *C. biebersteinii* DC. 1838. Prodr. 6: 683.

Описан из донских степей (север Ростовской обл.): «...bei Kasanka». Лектотип (А. Д. Михеев, h. l.): S. G. Gmelin, 1770, Reise, 1, tab. 23, fig. 1.

Примечание. Мы восстанавливаем название этого вида, данное С. Гмелином, незаконно ранее отвергавшееся (Международный..., 1996: ст. 34.1, и более ранние издания).

29a. *C. micrantha* S. G. Gmel. subsp. *micrantha*. — *C. pseudomaculosa* Dobroc. 1949, Бот. журн. АН УССР, 6, 2: 73.

ЗП; ВП: В. Ставр., Тер.-Сулак.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: В. Кум.; ВК: Асцо-Арг.; СЗЗ: Анап.-Гел.

Указан для ВП: Тер.-Кум. (Танфильев, Кононов, 1987: 110).

Центр. (юго-вост. часть), Юго-Вост. (Балканы, сев. часть), Вост. Европа; Сев. (Заволжье) Азия.

29b. *C. micrantha* S. G. Gmel. subsp. *kemulariae* (Dumb.) Mikheev comb. nov. — *C. kemulariae* Dumb. 1951, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 16: 104. — *C. kubanica* Klok. 1963, Фл. СССР, 28: 615, nom. superfl. — *C. micrantha* auct. non S. G. Gmel.: Гросс. 1934, Фл. Кавк. 4: 221, p. p.

Описан с Западного Кавказа. Тип: «Карачай. Учкулан. 1840. Сипягин» (ТБИ?).

ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК: Асцо-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур.

Эндемик.

Примечание. Приведенные два подвида *C. micrantha* трудно различимы в зоне интерградации. Можно только сказать, что subsp. *kemulariae* обитает в более высоких поясах гор, внешне отличаясь более темными, часто почти черными, придатками листочков обертки, с темными же целиком или в нижней части ресничками.

Sect. 2. *Arenariae* (Hayek) Dostal

30. *C. scripczinskyi* Mikheev, 1997, Бот. журн. 82, 11: 86.

Описан с Центрального Кавказа. Тип: «Северный Кавказ, Ставропольский край, окрестности города Кисловодска, гора Кольцо, 15 VIII 1964, А. Галушко» (LE!).

ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр.; ЗК: Бело-Лаб.; ЦК: В. Кум., Малк.

Эндемик.

31. *C. arenaria* Bieb. ex Willd. 1803. Sp. Pl. 3, 3: 2278.

Описан «с Волги» («...ad Wolgam»). Лектотип (Черепанов, 1994: 282): «Ex deserto Cumano.. a. 1803. Bieberstein» (LE!).

31a. *C. arenaria* Bieb. ex Willd. subsp. *arenaria*. — *C. wolgensis* DC. 1838, Prodr. 6: 581. — *C. majorovii* Dumb. 1946, Докл. АН АрмССР, 5, 2: 48.

ВП; ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ВЗ: Ширв.

Вост. Европа (низовья Волги).

31b. *C. arenaria* Bieb. ex Willd. subsp. *odessana* (Prod.) Dostal, 1975, Bot. Journ. Linn. Soc. (London), 71, 3: 197. — *C. odessana* Prod. 1928, Contr. Bot. Cluj, 1, 17: 10.

Описан из Одесской обл. («...in campestribus circa Odessam frequens»).

ЗП: Аз.-Куб. (Тамань, низовья Кубани); СЗЗ: Анап.-Гел.

Юго-Вост. (Причерноморье), Вост. (степной Крым) Европа.

32. *C. ovina* Pall. ex Willd. 1803, Sp. Pl. 3, 3: 2292. — *C. intacta* Ledeb. 1845, Fl. Ross. 2, 2: 705. — *C. kimeridzei* M. Kimer. 1995, Бот. журн. 80, 2: 76.

Описан с Кавказа («*Centaurea ovina*. Pallas. Habitat ad Caucasum»). Лектотип (Wagenitz, 1980: 334): «N 16563/3 B-Willd».

32a. *C. ovina* Pall. ex Willd. subsp. *ovina*.

ЗК (в ЛЕ имеется образец, собранный между Краснодаром и Пятигорском); ЦК: В. Тер. (Ардон); ВК: В. Сулак; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ: Месх.

Указан для ВК: Ман.-Самур. (Галушко, 1980: 233); ЮЗ: Севан., Занг. (Габриэлян, 1995: 401).

Юго-Зап. Азия (сев.-зап. Иран).

32b. *C. ovina* Pall. ex Willd. subsp. *caprina* (Stev.) Mikheev comb. nov. — *C. caprina* Stev. 1856, Bull. Soc. Nat. Moscou, 29, 2: 394. — *C. vicina* Lipsky, 1894, Тр. Петерб. бот. сада, 13: 312.

Описан из Крыма («...in valle Sudak»).

ЗП: Аз.-Куб., ?З. Ставро.; СЗЗ: Анап.-Гел.

Юго-Вост. (Южн. Крым), Вост. (степной Крым) Европа.

32c. *C. ovina* Pall. ex Willd. subsp. *gulissaschwilii* (Dumb.) Mikheev comb. nov. — *C. gulissaschwilii* Dumbadze, 1946, Докл. АН АрмССР, 5, 2: 49.

Описан из Армении. Тип: «Armenia, prope p. Stepanavan, in fauce fl. Dzoraget, 26 VIII 1920, A. Schelkovnikov» (ERE).

ЦЗ: Лори; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Севан., Занг.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

32d. *C. ovina* Pall. ex Willd. subsp. *hohenackeri* (Stev.) Mikheev comb. nov. — *C. hohenackeri* Stev. 1857, Bull. Soc. Nat. Moscou, 29, 2: 395. — ?*C. aziziana* Rech. f. 1950, Öesterr. Bot. Zeitschr. 97: 255.

Описан из Талыша («E prov. Talysch, Hohenaker»).

ВЗ: Караб.; Т.

(?) Юго-Зап. Азия (сев. Иран).

Примечание. Мы не приняли *C. vicina* в качестве особого вида. Он описан по экземпляру с лысыми семечками и принадлежит, безусловно, к *C. caprina*, у которого семечки часто лысые. Принимать *C. caprina* в ранге вида также нет оснований, так как он образует переходные по признакам популяции к *C. ovina* s. str. Около половины образцов *C. caprina* в ЛЕ имеют семечки с хохолками 0.1—1.0 мм. На обширном ареале *C. ovina* от Тамани до Талыша встречаются растения с семечками, имеющими как очень короткие хохолки (или вовсе без них) (Карабах, Талыш — subsp. *hohenackeri*), так и очень длинные, длиннее, чем семечки (Кахетия, Армения — *C. intacta*). Но *C. hohenackeri* восстанавливается нами на основании других признаков, а именно на строении придатков листочков обертки, приближающих *C. ovina* к подроду *Phalolepis*. Растения с более длинными, чем семечки, хохолками не часты, не имеют других морфологических отличий, чтобы можно было говорить об их особом таксономическом статусе.

Sect. 3. *Cylindracea* (Hayek) Dostal

33. *C. virgata* Lam. 1785, Encycl. Meth. Bot. 1: 670. aggr.

Описан по образцам, выращенным из семян, привезенных А. Мишо из Армении («...dans l'Arménie...»).

33a. *C. pseudosquarrosa* Mikheev nom nov. — *C. squarrosa* Willd. 1803, non *C. squarrosa* Roth. 1800. — *C. virgata* subsp. *squarrosa* (Willd.) Gugler, 1907/8, Ann. Hist.-Nat. Mus. Hung. 6: 248.

Описан «с Востока» («Habitat in Oriente»).

ВК: Ман.-Самур.; ЦЗ: Лори; ВЗ; ЮЗ: Т.

Юго-Зап. (Турция, Ливан, сев. Ирак, Афганистан, Пакистан), Ср. Азия.

33b. *C. caspia* Grossh. 1934, Фл. Кавк. 4: 219. — *C. squarrosa* Willd. var. *caspia* (Grossh.) Karjagin.

Описан с Прикаспийского Кавказа: «Даг. Аз.: Бак. (с.) Лнк.». Лектотип (А. Михеев, h. l.): «Дагестан, Кумторкали. К W от станции, 11 км западнее, скл., осыпь, 30—31 VII 1926, Н. Кривыш» (LE!).

ВК: Тер.-Сулак, Ман.-Самур.; ВЗ: Ширв., Н. Кур.

Указан для ЮЗЗ: Араг. (Габриэлян, 1995: 401).

Эндемик.

Примечание. Вопрос наименования таксона, широко известного во флоре Кавказа как *C. squarrosa* Willd., окажется, возможно, не вполне проясненным. В ранге вида оно незаконно. W. Gugler придал ему ранг подвида в составе *C. virgata* Lam. Для последнего вида (в узком смысле), как следует из протолога, описания E. Boissier (1875: 651) и особенно из уточнений Wagenitz (1975: 497), свойственны придатки листочков обертки с довольно коротким (0.5—1.0 мм), не отогнутым острием и ареал вне Кавказа. Wagenitz относит к *C. virgata* помимо *C. squarrosa* Willd. также и другие расы, в частности с корзинками при плодах открытыми и с отогнутыми наружу и вниз довольно длинными (2.5—3.5 мм) остриями придатков листочков обертки, обитающие в Турции (группа Д). Этой группе с расой (расами?), не имеющей

названия, соответствует и *C. caspia*. Следовательно, по классификации Wagenitz, *C. caspia* должен относиться к *C. virgata*. И. И. Карягин (1961:473) также считал *C. caspia* разновидностью *C. squarrosa* sensu Willd. У нас вызывает сомнение правильность отнесения рас с открытой и рас с закрытой при плодах корзинкой к одному виду. Поэтому, на наш взгляд, лучшим выходом в данной ситуации было составить (? временно) агрегат из *C. pseudosquarrosa* (*C. squarrosa* sensu Willd.) и *C. caspia* под шапкой *C. virgata*. Однако нам остается неизвестным, раскрывается или стягивается при плодах устье корзинки *C. virgata* s. str., что не позволяет окончательно решить номенклатурный вопрос по *C. virgata* s. l.

34. *C. diffusa* Lam. 1785, Encycl. Meth. Bot. 1:675. — *C. aemulans* Klok. 1963, Фл. СССР, 28:617.

Описан из стран Леванта («Cette plante croit dans le Levant»). Тип: «*Carduus orientalis calcitrapae folio, flore minimo, Tournefort*» (P).

ЗП; ВП; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: В. Кум., Малк.; ВК: Ассо-Арг., Ман.-Самур.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗ; Т.

Указан для ЦК: В. Тер.; ВК: В. Сулак. (Галушко, 1980:234).

Юго-Вост. Вост. (степная зона) Европа; Юго-Зап. Азия (сев.-зап. Турция). Как заносное в Сев., Центр. и Южн. Европе, Сев. Азии (Бурятия), возможно, и в других регионах.

35. *C. aggregata* Fisch. et Mey. ex DC. 1838, Prodr. 6:585. — *C. albida* C. Koch, 1851, Linnaea, 2:433. — *C. aggregata* DC. var. *albida* (C. Koch.) Boiss. 1875, Fl. Or. 3:653.

Описан из Ирана. Тип: «In glareosis ad torrentem Avrin, prov. Aderbeischan Persico-Rossicae, 27 VII 1828, Szovits» (G-DC, iso — H, K).

ЮЗЗ: Апар.; ЮЗ: Севан., Ерев., Дар., Нах.

Юго-Зап. Азия (южн., вост. и сев.-вост. Турция; сев.-зап. и зап. Иран; сев. Ирак).

Примечание. Из подрода *Acrolophus* описан еще *C. demetri* Dumb. (1946, Докл. АН АрмССР, 5, 2:49). Никакого материала по этому таксону в нашем распоряжении не было. (См. примечание к подроду *Phalolepis*).

Subgen. 13. *Phalolepis* (Cass.) Spach

Sect. 1. *Phalolepis* (Cass.) DC.

36. *C. sarandinakiae* Ilar. 1957, Бот. мат. (Ленинград), 18:303. — *C. novorossica* Klok. 1963, Фл. СССР, 28:619. — *C. transcaucasica* auct. non Grossh.: Dostal, 1976, Fl. Europ. 4:286. — *C. sterilis* auct. non Stev.: Гросср. 1934, Фл. Кавк. 4:211. — *C. pseudodeusta* auct. non Hayek: Гросср. 1949, Определ. раст. Кавк.:496.

Описан из Крыма. Лектотип (А. Михеев, h. l.): «Восточный Крым, Карадаг, г. Карагач, у вершины на камнях, 12 VIII 1946, Илларионова» (LE).

ЗП: Аз.-Куб.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл.

Юго-Вост. Европа (горный Крым).

Примечание. Как видно из синонимии, этот вид у разных авторов «Флоры Кавказа» имел различные наименования. Изучение материала по подроду *Phalolepis* показало, что его видовой состав наиболее разнообразен в горах Южной, Средиземноморской и Юго-Восточной Европы. Распространяясь на восток, виды подрода *Phalolepis* проникли на Кавказ до Каспия и, вероятно, в Иран. Таксоны из ближнего родства *C. alba* L. заселили и Крым. Один из них, *C. sterilis*, приводился и для новороссийского побережья Кавказа. Анализ *C. sterilis* выявил, что он не встречается на Кавказе, и его образцы едва ли отличаются от некоторых флорентийских образцов *C. alba*. Поэтому *C. sterilis* мы рассматриваем в ранге подвида *C. alba*: *C. alba* L. subsp. *sterilis* (Stev.) Mikheev comb. et stat. nov. — *C. sterilis* Stev. 1856, Bull. Soc. Nat. Moscow, 29, 2:390. Характерной особенностью и subsp. *sterilis*, и типового подвида *C. alba* являются усеченные наверху придатки листочков обертки с довольно длинными торчащими острями наверху и обычно с игольчато-колючими хрящеватыми острями на кончиках листьев и их долей. Восточно-крымский (карадагский) *C. sarandinakiae* ничем не отличается от *C. novorossica*, обоим свойственно сходное строение листочков обертки с очень маленькими нежными острями, спрятанными в выемке крупных придатков, обычно не скручивающихся внутрь при плодах, как это бывает у *C. alba* s. l. Вместе с тем они несут и признаки, присущие европейским представителям подрода *Phalolepis*: острые хрящеватые кончики долей листьев, чего не бывает у *C. transcaucasica* s. l., а также более крупные опушенные придатки, более свойственные таксону рода *C. margaritacea* Ten. Этот последний признак соединяет *C. sarandinakiae* с *C. transcaucasica*.

37. *C. transcaucasica* Sosn. ex Grossh. 1934, Фл. Кавк. 4:212. — *C. pseudodeusta* auct. non Hayek: Гроссг. 1934, цит. соч.: 211.

Описан из Закавказья: «Тиф. (с.) Аз Ган (с.), Бак. (с.)». Лектотип (Сосновский, 1959:56): «Горийский район. Атенское ущелье. На г. Данахвиси. На скалах. 22 VII 1926. Д. Сосновский» (ТБИ).

37a. *C. transcaucasica* Sosn. ex Grossh. subsp. *transcaucasica*. — *C. schemakhensis* Sosn. 1959, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 21:56. — *C. latiloba* Klok. 1963, Фл. СССР, 28:620.

ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек.; ЮЗ: Ерев.

Эндемик.

37b. *C. transcaucasica* Sosn. ex Grossh. subsp. *georgica* (Klok.) Mikheev comb. nov. — *C. georgica* Klok. 1963, Фл. СССР, 28:619.

Описан из Грузии. Тип: «Transcaucasia, Borzhom, 19 VI 1965, G. Radde» (LE!).

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (юго-зап.), Триал.-Н. Карт.

Эндемик.

37c. *C. transcaucasica* Sosn. ex Grossh. subsp. *alexandri* (Bordz.) Mikheev comb. nov. — *C. alexandri* Bordz. 1934, Feddes Repert. 36:306. — ?*C. aziziana* Rech. fill. 1950, Österr. Bot. Zeitschr. 97:255 (? p. p.). (См. синонимии к *C. ovina* subsp. *hohenackeri*).

Описан из Южного Закавказья. Тип: «Distr. Megri, inter pag. Megri et p. Astazur, in fauc. Arax, 7 VII 1929, A. Schelkovnikov et Kara-Mursa» (iso — ERE).

ЮЗ: Занг., Мерг.-Зан.

Эндемик.

Примечание. Виды подрода *Phalolepis* нередко образуют гибриды с *C. ovina* Pall. s. l. и другими видами подрода *Acrolophus*. По-видимому, таким гибридом является *C. demetri* Dumb. из Прикаспийского Дагестана. Никакого материала по этому виду в LE нет.

Subgen. 14. *Microlophus* (Cass.) Hayek

38. *C. behen* L. aggr.

38a. *C. behen* L. 1753, Sp. Pl.:914. — *Microlophus behen* (L.) Takht. 1945, в: Тахт. и Фед., Фл. Ерев.:326.

Описан из Передней Азии («...in Asia minore, Libano»).

ВК: Кубин.; ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗ: Ерев., Дар., Нах., Ю. Караб.; Т. Юго-Зап. (Турция, Ливан, Сирия, Палестина, сев. Ирак, сев.-зап. и сев. Иран), Ср. (Копетдаг, Бадхыз) Азия.

38b. *C. vavilovii* Takht. et Gabr. 1987, Бот. журн. 72, 12:1657.

Описан из Армении. Тип: «Арабатский р-н, окрестности села Ланджар, северный макросклон Урикского хребта, в кустарниковых зарослях, 1850 м над ур. м., 18 VIII 1986, Э. Габриэлян» (ERE, iso — LE!).

ЮЗ: Ерев.

Эндемик.

39. *C. polypodiifolia* Boiss. aggr.

39a. *C. polypodiifolia* Boiss. 1845, Diagn. Pl. Or. Nov. ser. 1, 6:126. — *Microlophus polypodiifolius* (Boiss.) Agadzh. 1961, Фл. Азерб. 8:443.

Описан из восточной Турции. Тип: «Inter Diabekir et Mardin, N 282, 1843, Kotschy» (G-Boiss.).

ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур., Араг.; ЮЗ: Севан., Ерев., Дар., Занг., Нах., Мерг.-Зан.

Юго-Зап. Азия (вост. Турция, Сирия, Израиль, сев. Ирак, сев.-зап. Иран).

39b. *C. szovitsiana* Boiss. 1875, Fl. Or. 3:683. — *Microlophus szovitsianus* (Boiss.) Takht. 1945, в Тахт. и Фед. Фл. Ерев.:326, p. p.

Описан из Нахичевани. Лектотип (Габриэлян, 1995:420): «In locis lapidosis siccis vallis Koschadara prov. Karabagh, 1 Juli 1829, Szovits» (G-Boiss., iso — LE!, ERE, K).

ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур., Араг.; ЮЗ: Нах.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция, Иран).

Subgen. 15. *Pseudoseridia* (Wagenitz) Gabr.

40. *C. stevenii* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2:356. — *Phaeopappus stevenii* (Bieb.) C. Koch, 1851, Linnaea, 24:437.

Описан из Грузии. Тип: «Ex Iberia, 1806, Steven» (LE!).

40a. *C. stevenii* Bieb. subsp. *stevenii*. — *Phaeopappus stevenii* (Bieb.) C. Koch var. *pinnatifolius* E. Bordz. 1932, Feddes Repert. 30:396.

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Иорск.-Шек.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур.
Эндемик.

40b. *C. stevenii* Bieb. subsp. *armeniaca* Gabr. 1995, Фл. Арм. 9:421. — *Phaeopappus stevenii* (Bieb.) C. Koch var. *integrifolius* Bordz. 1932, Feddes Repert. 30:396.

Описан из Армении. Тип: «Armenia, Shirak, inter Tzamakhasar et Bagravan, in declivibus stepposis lapidosis, alt. 1450 m s. m., 13 VII 1986, E. Gabrićan» (ERE, iso — LE?).

ЮЗЗ: Араг.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

41. *C. takhtajanii* Gabr. et Tonjan. 1985, Бот. журн. 70, 4:515.

Описан из Армении (Ширак). Тип: «Армянская ССР, Талинский р-н, гора Арег (Богутлу), северо-западный склон, скалы, ок. 1800 м над ур. м., 10 VIII 1969, Ц. Р. Тонян» (ERE, iso — LE!).

ЮЗЗ: Араг.

Эндемик.

Subgen. 16. *Rhizocalathium* (Tzvel.) Tzvel.

42. *C. rhizantha* C. A. Mey. aggr.

42a. *C. rhizantha* C. A. Mey. 1831, Verzeichn.:64. — *C. grossheimii* Sosn. 1949, Бот. журн. 34, 3:288. — *C. sessilis* auct. non Willd.: Boiss. 1875, Fl. Or. 3:676.

Описан из Талыша. Лектотип (Н. Цвелев, 18 XII 1956, in sched. Herb. LE): «In campis altiorum montium Talusch, alt. 1000—1100 hexar. N 522 Junii Monat. 1830. C. A. Meyer» (LE!, iso — G, TGM).

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Мург.-Муровд. (Дилижан), Караб.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур., Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Занг.; Т.

Юго-Зап. (вост. Турция, Ирак, сев.-зап. Иран), Ср. (горн. Туркмения) Азия.

42b. *C. armena* Boiss. 1875, Fl. Or. 3:676.

Описан из Турецкой Армении. Синтипы: «In agris sterilibus ad Pazapom prope Baibut (Beyburt) Armeniae, N 129, 12 VII 1862. Bourgeau» (G, GOET. K, LD); «Prope Erzincan, N 245, 1858, Tchihatcheff» (G); «In vallibus alpinis jugi Paryadres Ponti inter Lisdja et Kumbeth Khan, N 468, 1858, Tchihatcheff» (G).

ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Дар.

Юго-Зап. Азия (вост. Турция).

42c. *C. rhizocalathium* (C. Koch) Tchih. 1860, As. Min. 2:309. — *Centaureum rhizocalathium* C. Koch, 1851, Linnaea, 24:417.

Описан из северо-восточной Турции. Лектотип (Wagenitz, 1975:521). Синтипы: «In den Gauen Petrakrek und Sber (Ispir) auf Kalk und Porphyr, 1370—1830 m, C. Koch», «Capans N. W. of Ispir, C. Koch» (GOET).

Указан для ЮЗ: Ерев., Занг. (Габриэлян, 1995:425).

Юго-Зап. Азия (вост. Турция).

42d. *C. rhizanthoides* Tzvel. 1963, Фл. СССР, 28:620. — *C. sessilis* var. *integrifolia* Bordz. 1932, Feddes repert. 30:398.

Описан из Армении. Тип: «Armenia, in declivitatibus lapidosis ad vallem lac. Sevan prope pag. Sevan, N 875, 13 VII 1957, S. Szerepanov et N. Tzvelev» (LE!).

ЦЗ: Лори; ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур., Араг.; ЮЗ: Севан.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

43. *C. sessilis* Willd. 1803, Sp. Pl. 3, 3:2300. — *C. oltensis* Sosn. 1959, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 21:60. — *C. ustulata* auct. non DC.: Гросср. 1949:497.

Описан из восточной Турции. Тип: «Armenia [? Gundelsheimer]» (B. Willd. 16605) (цит. по: Wagenitz, 1975:519).

Указан для ЮЗ: Нах. (Гроссгейм, 1949:497).

Юго-Зап. Азия (вост. Турция).

Примечание. По мнению Н. Н. Цвелева (1963:570), с которым мы полностью согласны, образцы *C. oltensis* представляют собой гибриды от скрещивания *C. rhizantha* с видами *Tomanthea*.

Subgen. 17. *Solstitiaria* (Hill.) Dobroc.

44. *C. solstitialis* L. 1753, Sp. Pl.: 917. — *C. adamii* Willd. 1803, Sp. Pl. 3, 3: 2310. Описан по материалам из Западной Европы («In Gallia, Anglia, Italia»).

ЗП; ВП; ЗК: Адаг.-Пишиш., Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Указан для всех районов Грузии (Сосновский, 1952: 562—563), Азербайджана (Карягин, 1961: 477—478) и Армении (Габриэлян, 1995: 430).

Центр. (юго-вост.), Южн., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Ливан, Ирак, Иран), Ср. Азия. Заносное в Сев., Атл. Европе; Вост. Азии (Дальний Восток); Сев. Америке.

Subgen. 18. *Calcitrappa* (Heist. ex Fabr.) Spach

45. *C. iberica* Trev. ex Spreng. 1826, Syst. Veg. 3: 406.

Описан из Армении («Armenia. Caucas»).

ЗП; ВП; ЗК: Адаг.-Пишиш., Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх. (заносное), Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Ерев., Нах., Занг., Мегр.-Зан.; Т.

Указан для ВК: Иорск.-Шек.; ЮЗ: Ю. Караб. (Карягин, 1961: 478); ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Сосновский, 1952: 562).

Центр. (Румыния), Юго-Вост. Европа; Юго-Зап., Ср., Центр. (Джунг.-Кашг., Гим.) Азия. Заносное в Вост. Европе.

Subgen. 19. *Tetramorphaea* (DC.) Czer.

46. *C. bruguierana* (DC.) Hand.-Mazz. 1913, Ann. Naturh. Muz. (Wien), 27: 451. — *Tetramorphaea bruguierana* DC. 1838, Prodr. 6: 609. — *Centaurea phyllocephala* Boiss. 1865, Diagn. Pl. Or. Nov. ser. 1, 6: 134, nom. illeg.

Описан из Ирака. Тип: «In oriente inter Bagdad et Mossul. Olivier et Bruguier» (G-DC.).

46a. *C. bruguierana* (DC.) Hand.-Mazz. subsp. *belangeriana* (DC.) Bornm. 1939, Beih. Bot. Centralbl. 60 B: 214. — *Tetramorphaea belangeriana* DC. 1838, Prodr. 6: 609. — *Centaurea belangeriana* (DC.) Stapf, 1885, Denkschr. Acad. Wien, 1: 66.

Описан из Ирана. Тип: «Perse, N 585, Belanger» (G-DC, photo — LE!).

ЗЗ: Абх. (Сухуми, сорное, 12 VI 1983, Е. Шенгелия); ЮЗ: Нах.

Указан для ЮЗ: Ерев. (Габриэлян, 1995: 431).

Юго-Зап. (Иран, Афганистан, Пакистан), Ср., Южн. (Инд.-Гим.) Азия.

В заключение автор выражает искреннюю благодарность членам Международного комитета по номенклатуре растений Ю. Л. Меницкому за постоянные консультации при решении номенклатурных вопросов и просмотр всей рукописи и Т. В. Егоровой за помощь в выяснении законности названия *C. micrantha* Gmel.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-49790).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Габриэлян Э. Ц. Род *Centaurea* (подроды 2—17) // Флора Армении. Hmrcirskia, 1995. Т. 9. С. 386—433.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа (Определитель). Ростов н/Д, 1980. Т. 3. 328 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 748 с.

Дубовик О. Н. Род *Centaurea* (Asteraceae) Крымско-Новороссийской провинции и некоторых прилегающих регионов // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 11. С. 1573—1582.

- Карягин И. И. Род *Centaurea* L. // Флора Азербайджана. Баку, 1961. Т. 8. С. 458—478.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс). СПб., 1996. 191 с.
- Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.
- Мухеев А. Д. Обзор видов рода *Centaurea* (*Asteraceae*) флоры Кавказа. 1. Подроды *Jacea* — *Hyalinella* // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 9. С. 101—110.
- Сосновский Д. И. Род *Centaurea* L. Флора Грузии. Тбилиси, 1952. Т. 8. С. 562—591.
- Сосновский Д. И. Новые виды рода *Centaurea* L. // Зам. сист. геогр. раст. Тбилиси, 1959. Т. 21. С. 56—60.
- Танфильев В. Г., Кононов В. Н. Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь, 1987. 114 с.
- Флора СССР. М.; Л., 1963. Т. 28. 550 с.
- Цвелев Н. Н. Подрод *Lopholoma* (Cass.) Spach. // Флора СССР. М.; Л., 1963. Т. 28. С. 493—512.
- Черепанов С. К. Род Василек — *Centaurea* L. Флора европейской части СССР. М.; Л., 1994. Т. 7. С. 260—287.
- Boissier E. Flora Orientalis. Genevae; Basileae, 1875. Vol. 3. 1034 p.
- Wagenitz G. *Centaurea* L. // Flora Turkey. Edinburgh, 1975. Vol. 5. P. 465—585.
- Wagenitz G. *Centaurea* L. // Flora Iranica. Graz, 1980. H. 139 b. S. 313—420.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 8 IV 1999

УДК 582.542.1 (479)

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 3

© П. В. Куликов

НОВЫЙ ВИД РОДА *FESTUCA* (*POACEAE*) С СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

P. V. KULIKOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *FESTUCA* (*POACEAE*)
FROM NORTH-WESTERN CAUCASUS

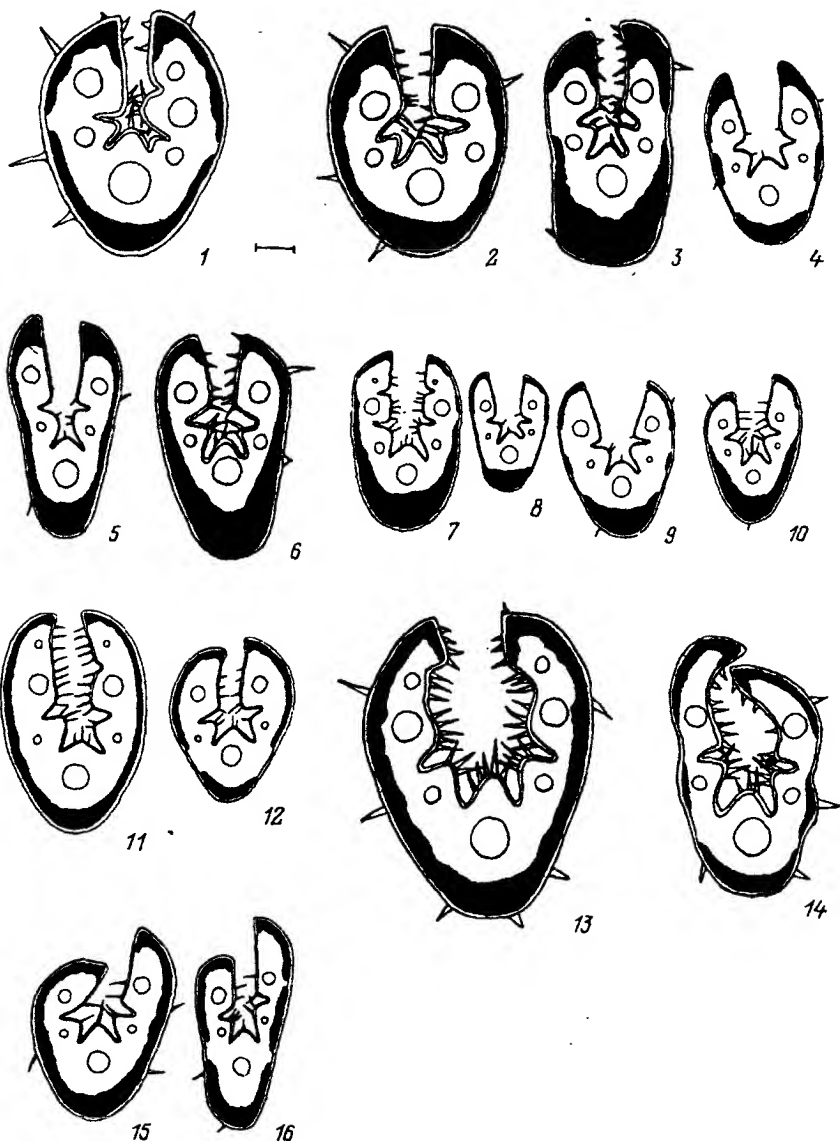
Приведено описание нового вида из типовой секции рода *Festuca* — *F. eugenii* sp. nov., произрастающего на известняках Северо-Западного Кавказа (в окрестностях г. Новороссийска).

Ключевые слова: *Festuca*, Северо-Западный Кавказ, новый вид.

Festuca eugenii Kulikov sp. nov. (sect. *Festuca*).

Planta perennis, dense caespitosa. Vaginae foliorum innovationum tantum basi ima integrae, caeterum fissae, 3.0—4.5 cm altae, in parte superiore usque ad 1/3—1/2 leviter villosae et breviter puberulae, postea calvescentes. Articulatio vaginali-laminaris pilis brevibus obsita. Laminae foliorum innovationum glaucescentes, non sulcatae vel subsulcatae, 15—23 cm lg., sectione transversa obovatae vel subcylindricae, 0.50—0.65 mm in diam., 5 (7) fasciculis vascularibus, extus pilis subpatentibus setuliformibus (35) 40—100 (130) μ m lg. per totam longitudinem plus minusve dense obsitae, intus costis 3 (rarius 5), trichomatibus densis 25—40 (50) μ m lg. adpersae. Sclerenchyma subepidermaticum anulatum subinterruptum vel continuum, lateribus in strata 2—3, medio et marginibus incrassatum, stratis cellularibus medio 6—8 (10), marginibus 5—6 formatis. Culmi 20—35 cm alti, in parte superiore et sub nodes breviter puberuli. Panicula laxiuscula, 6—7 cm lg., sua axis et ramulis scabris. Spiculae virides, 7—8 mm lg. Lemmata 4.5—5.5 mm lg., dorso et marginibus glabra, tantum apice aculeolis solitarii interdum obsita, aristis (1.9) 2.5—3.5 mm lg. Paleae secus carinas ad 1/3 longitudinis trichomatibus usque ad 100 μ m lg. tectae. Antherae 1.6—1.7 mm lg. Ovarium glabrum.

Typus: Caucasus boreali-occidentalis, reg. Krasnodar, distr. Novorossijsk, peninsula Abrau, prope oppidulum Abrau, in junipereto ad declive calcareum, 14 V 1998, P. Kulikov (LE).



Схемы поперечных срезов листьев овсяниц (*Festuca*). Склеренхима зачернена.

1, 2 — *Festuca eugenii* sp. nov. (по голотипу); 3—5 — *F. pseudodalmatica* (3 — по экземпляру: «Краснодарский край, окрестности г. Новороссийска, хр. Маркотх близ пос. Кабардинка, на известняковом склоне, 14 V 1998, П. Куликов», SVER; 4, 5 — по: Алексеев, 1973); 6—10 — *F. callieri* (6 — по экземпляру: «Крым, долина Ласпи (между мысом Айя и мысом Сарыч), каменные склоны среди леса, 15 V 1984, Н. Цвелев и др.», LE; 7—10 — по: Алексеев, 1973); 11, 12 — *F. polita* (по: Алексеев, 1973); 13, 15, 16 — *F. wolgensis* (13 — по экземпляру: «Куйбышевская обл., открытые каменные склоны Малой Бахиловой горы в Жигулевском заповеднике, 9 VII 1988, Н. Цвелев», LE; 15, 16 — по: Алексеев, 1975); 14 — *F. wolgensis* subsp. *arietina* (Klok.) Tzvel. (по экземпляру: «Воронежская обл., Хоперский заповедник, остепненная поляна на надлуговой террасе Хопра к западу (в 6—7 км) от пос. Октябрьское, 29 V 1982, Н. Цвелев», LE). Масштабная линейка — 0.1 мм.

Affinitas. A *F. callieri* (Hack.) Doerfl. ex Domin sclerenchyme centro minus incrassato, marginibus subaequilatoribus (nec duplo latoribus); vaginis et culmis puberulis (nec glabris vel subglabris) differt. A *F. pseudodalmatica* Krajina ex Domin vaginis et culmis puberulis, foliis culmis subaequilongioribus (nec valde brevioribus), sclerenchyme subinterrupto vel continuo (nec in fasculis, rarissime anulatim), centro et marginibus minus incrassato differt. A *F. wolgensis* P. Smirn. paleis secus carinas ad 1/3

(nec usque ad basin) trichomatibus tectis, laminis intus trichomatibus brevioribus obsitis et sclerenchyme plerumque subinterrupto (nec vulgo continuo) differt. A *F. polita* (Halácsy) Tzvel. laminis extus pubescentibus (nec glabris), intus trichomatibus brevioribus tectis differt. A *F. stricta* Host foliis angustioribus (0.50—0.65 mm nec 0.70—0.90 mm) non rigidis, paniculis laxioribus longioribus (6—7 cm nec 4—5 cm), lemmatibus glabris (nec scabris vel pubescentibus, marginibus ciliatis) differt.

Habitat in calcareis ad oras Ponti Euxini in viciniis urbis Novorossijsk.

Растение многолетнее, плотнoderновинное. Влагалища листьев вегетативных побегов лишь у основания замкнутые, в остальном расщепленные, 3.0—4.5 см выс., в верхней 1/3—1/2 с фиолетовым оттенком и коротко опушенные, позднее оголяющиеся. Влагалищно-пластинчатое сочленение покрыто короткими волосками. Пластинки листьев вегетативных побегов сизоватые, нежелобчатые или слабожелобчатые, 15—23 см дл., в поперечном сечении обратнойциевидные или почти цилиндрические, 0.50—0.65 мм в диам., с 5 (7) проводящими пучками, снаружи по всей длине более или менее густо опушенные полутотпыренными щетинковидными волосками (35) 40—100 (130) мкм дл., внутри с 3 (редко 5) ребрами, покрытые густыми волосками 25—40 (50) мкм дл. Склеренхима расположена под эпидермой в виде слегка прерванного или сплошного кольца, состоящего по бокам из 2—3 слоев клеток, в середине и по краям утолщенного, состоящего из 6—8 (10) слоев клеток в середине и 5—6 по краям листа (см. рисунок, 1, 2). Стебли 20—35 см выс., в верхней части и под узлами коротко опушенные. Метелка рыхловатая, 6—7 см дл., ее ось и веточки шероховатые. Колоски зеленые, 7—8 мм дл. Нижние цветковые чешуи 4.5—5.5 мм дл., по спинке и краям гладкие, лишь близ верхушки с единичными шипиками, ости (1.9) 2.5—3.5 мм дл. Верхние цветковые чешуи вдоль киля на 1/3 длины покрыты шипиками до 100 мкм дл. Пыльники 1.6—1.7 мм дл. Завязь голая.

Тип: Северо-Западный Кавказ, Краснодарский край, Новороссийский р-н, п-ов Абрау, близ пос. Абрау, в можжевелевом редколесье на известняковом склоне, 14 V 1998, П. Куликов (LE).

Родство. От *F. callieri* (Hack.) Doerfl. ex Domin (см. рисунок, 6—10) отличается склеренхимным кольцом, в центре менее утолщенным, по ширине почти равным краевым частям (а не вдвое более широким); опушенными (а не голыми или почти голыми) стеблями и влагалищами. От *F. pseudodalmatica* Krajina ex Domin (см. рисунок, 3—5) отличается опушенными стеблями и влагалищами; листьями, по длине почти равными стеблям (а не гораздо более короткими); склеренхимой в виде прерванного или сплошного кольца (а не отдельных тяжей, лишь изредка кольца), в центре и по краям менее утолщенного. От *F. wolgensis* P. Smirn. (см. рисунок, 13—16) отличается верхними цветковыми чешуями, покрытыми шипиками по клям на 1/3 (а не по всей длине); листовыми пластинками внутри с более короткими волосками; обычно слегка прерванным (а не сплошным) кольцом склеренхимы. От *F. polita* (Halácsy) Tzvel. (см. рисунок, 11, 12) отличается листьями, снаружи опушенными (а не гладкими), внутри с более короткими волосками. От *F. stricta* Host отличается более узкими (0.50—0.65 мм, а не 0.70—0.90 мм в диам.) нежесткими листьями; более рыхлыми и длинными (6—7 см, а не 4—5 см дл.) метелками; гладкими (а не шероховатыми или опушенными, по краям реснитчатыми) нижними цветковыми чешуями.

Произрастает на известняках близ побережья Черного моря в окрестностях г. Новороссийска.

Вид назван в честь выдающегося систематика-агrostолога, монографа рода *Festuca* Е. Б. Алексеева (1946—1987).

Описываемый вид хорошо отличается от *F. valesiaca* Gaudin s. l. и *F. callieri*, также встречающихся в районе его распространения, более равномерным распределением склеренхимы в листьях и наличием очень короткого опушения на стеблях и влагалищах листьев. Эти признаки сближают его с видами из родства *F. stricta* — *F. wolgensis* (во флоре Кавказа эта группа представлена балкано-малоазиатским видом *F. polita*, известным из единственного местонахождения на территории Кав-

казского заповедника, и эндемичным для Закавказья *F. skvortsovii* E. Alexeev (Алексеев, 1973), от которых он, однако, отличается несколько большим утолщением склеренхимы по краям листа. Происхождение группы *F. stricta* связывается либо с дифференциацией общего предка, спустившегося на равнины Юго-Восточной Европы и Передней Азии еще в миоцене (Цвелев, 1972), либо с гибридизацией между *F. aggr. valesiaca* и ксероморфными видами, обладающими сплошным кольцом склеренхимы равномерной толщины — *F. beckeri* (Hack.) Trautv. s. l., *F. pannonica* Host, *F. vaginata* Waldest. et Kit. и др. (Алексеев, 1975). Гибридогенное происхождение с участием предкового вида группы *F. stricta* предполагается и для *F. callieri* (Цвелев, 1972), хотя в этом случае в гибридизацию, возможно, вступал не *F. aggr. valesiaca*, а более примитивный «сулькатный» вид (Алексеев, 1975). Весьма вероятно, что *F. eugenii* также является результатом интрогрессивной гибридизации между *F. aggr. valesiaca* и каким-либо видом из родства *F. stricta*, так как по строению листьев он занимает промежуточное положение между этими группами. Очевидно, описываемый вид пополняет список эндемиков известняков окрестностей Новороссийска, к числу которых относятся такие примечательные виды, как *Campanula komarovii* Maleev, *Dianthus acantholimmonoides* Schischk., *Veronica filifolia* Lipsky, *Thymus markhotensis* Maleev и др.

В заключение выражаю искреннюю признательность Н. Н. Цвелеву за просмотр материала и ценные советы, а также И. С. Белюченко и Е. А. Переборе (Кубанский государственный аграрный университет) за организацию ботанической экскурсии, во время которой был собран материал по описываемому виду.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Е. Б. Овсяницы группы *Intravaginales* Hack. секции *Festuca* (*Ovinae* Fr.) на Кавказе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78. Вып. 3. С. 95—110.
 Алексеев Е. Б. Узколистные овсяницы (*Festuca* L.) европейской части СССР // Новости сист. высш. раст. 1975. Т. 12. С. 11—43.
 Цвелев Н. Н. К систематике и филогении овсяниц (*Festuca* L.) флоры СССР. II. Эволюция подрода *Festuca* // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 2. С. 161—172.

Ботанический сад УрО РАН
 Екатеринбург

Получено 8 V 1999

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.594.2 : 581.9 (597)

© Л. В. Аверьянов

РЕДКИЕ ВИДЫ ORCHIDACEAE ПО ФЛОРЕ ВЬЕТНАМА.
1. РОДЫ ACANTHOPHIPPIUM — DIDIMOPLEXIOPSISL. V. AVERYANOV. RARE SPECIES OF ORCHIDACEAE IN THE FLORA OF VIETNAM.
1. THE GENERA ACANTHOPHIPPIUM — DIDIMOPLEXIOPSIS

Представлены новые местонахождения 72 редких видов орхидных (из 23 родов), найденных на территории Вьетнама во время полевых работ 1997 г.

Ключевые слова: Вьетнам, *Orchidaceae*, новые местонахождения.

В предлагаемой работе продолжается публикация (Аверьянов, 1999) местонахождений редких видов орхидных, собранных автором и его коллегами в труднодоступных горных районах Вьетнама во время полевых экспедиционных работ 1997 г., проводимых в соответствии с научно-исследовательской программой Национального географического общества США «Изучение флоры высокогорий Южного Вьетнама». Программой предусматривалось широкомасштабное описание флоры и растительности ряда крупнейших горных систем, расположенных на юге и севере Вьетнама. Районы наших исследований до настоящего времени в ботаническом отношении оставались практически не изученными, поэтому местонахождения собранных образцов, за редким исключением, являются новыми для территории страны.

В 1997 г. помимо орхидных было собрано более 16 000 листов гербария высших растений. Собранные гербарные материалы в наиболее полном виде представлены в гербариях Института экологии и биологических ресурсов Национального центра естественных наук и технологии Вьетнама (HN) и Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE). В рамках международного сотрудничества по изучению флоры Юго-Восточной Азии более или менее полные наборы дублетов переданы на хранение в Гербарии Института биологических наук университета Орхуса, Дания (AAU), Миссурийского ботанического сада, США (MO), и Национального музея естественной истории, Франция (P).

Гербарные образцы, собранные по программе «Изучение флоры высокогорий Южного Вьетнама», обозначены на цитируемых ниже этикетках индексом «VN» (Vietnamese highlands) с соответствующим номером. В публикацию также включены немногочисленные, но интересные образцы орхидных, обнаруженные нами в коллекциях ботанических учреждений Вьетнама и частных коллекциях. Разумеется, они учитывались лишь в случае полной уверенности, что эти растения были собраны на территории Вьетнама.

Названия таксонов в списке приведены в алфавитном порядке. Для каждого цитируемого образца даны сокращенный текст этикетки и индекс гербария, где он гарантированно представлен.

Редкие виды орхидных во флоре Вьетнама

1. *Acanthophippium striatum* Lindl.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 31 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay (N 12° 08', E 108° 39'), closed primary broadleaved mt forest on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1550—1700 m alt., 17 III 1997, N VH 2774 (HN, LE); id., prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipalite Phuoc Binh, 37 km

to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest on E macroslope of Noi Gia Rinhh ridge at 1600—1700 m alt. (N 12° 06', E 108° 43'), 3 IV 1997, N VH 3569 (HN, LE); id., prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 35 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest on W macroslope of Noi Gia Rinhh ridge at 1600 m alt. (N 12° 09', E 108° 41'), 7 IV 1997, N VH 3747 (HN, LE); id., 40 km to NE from Dalat city, closed primary very wet broadleaved forest along stream canyon on SW macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1600—1700 m alt. (N 12° 11', E 108° 43'), 26 IV 1997, N VH 4395 (HN, LE).

2. *Aerides rosea* Lodd. ex Lindl.

N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipalite Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, open dry primary mixed forest with domination of *Keteleeria fortunei* on tops of limestone mesas and ridges at 700—950 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4944 (HN, LE).

3. *Agrostophyllum callosum* Reichenb. f.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 35 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved wet cloud forest along tops of Noi Gia Rinhh ridge at 1900—2000 m alt. (N 12° 09', E 108° 41'), 18 III 1997, N VH 2818 (HN, LE); id., closed primary mixed mt forest with *Pinus krempfii* and *P. dalatensis* on W macroslope of Noi Gia Rinhh ridge at 1600—1700 m alt. (N 12° 09', E 108° 41'), 1 IV 1997, N VH 3484a (HN, LE); id., closed primary broadleaved mt forest on W macroslope of Noi Gia Rinhh ridge at 1500 m alt. (N 12° 09', E 108° 41'), 7 IV 1997, N VH 3766 (HN, LE); id., 40 km to NE from Dalat city, closed primary evergreen broadleaved wet mt forest on SW macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1500—1650 m alt. (N 12° 11', E 108° 43'), 26 IV 1997, N VH 4420 (HN, LE); id., 31 km to NE from Dalat city (N 12° 08', E 108° 39'), closed primary evergreen broadleaved mt forest on NNW macroslope of Bi Dup mt system at 1600—1700 m alt., 2 V 1997, N VH 4517 (HN, LE).

4. *Anoectochilus calcareus* Aver.

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40', E 105° 57'), broadleaved evergreen primary dry open forest on and near tops of limestone mesas at 550—600 m alt., 17 V 1997, N VH 4764 (HN, LE).

5. *A. elwesii* (Clarke ex Hook. f.) King et Pantl.

N. Vietnam, prov. Vinh Phu, Tam Dao mt., about 1000 m alt., secondary bamboo forest. 5—17 VII 1997, coll. P. K. Loc. P-7452 (HN, LE).

6. *A. lylei* Rolfe ex Downie

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 32.5 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest along very wet deep stream canyon on NNW macroslope of Bi Dup mt system in 6—7 km to NNW from main peak at 1600—1700 m alt. (N 12° 07', E 108° 41'), 30 III 1997, N VH 3399 (HN, LE); id., 40 km to NE from Dalat city, closed primary wet broadleaved subcloud forest on SW macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1700 m alt. (N 12° 11', E 108° 43'), 21 IV 1997, N VH 4132 (HN, LE); id., prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 42 km to NE from Dalat city, primary closed broadleaved evergreen forest on E macroslope of Nui Giao ridge at 1500—1600 m alt. (N 12° 12', E 108° 44'), 24 IV 1997, N VH 4276 (HN, LE).

7. *A. setaceus* Blume

N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipalite Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, closed evergreen broadleaved primary forest on steep slopes and bluffs of limestone ridges and mesas at 600—650 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4966 (HN, LE); S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 36—38 km to NE from Dalat city, closed primary dry evergreen broadleaved mt forest at 1550—1600 m alt. in 12—14 km from Bi Dup main peak to the NNW (N 12° 08', E 108° 39'), 8 IV 1997, N VH 3798 (HN, LE); id., 40 km to NE from Dalat city, closed primary wet broadleaved forest on S macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1600—1650 m alt. (N 12° 11', E 108° 43'), 21 IV 1997, N VH 4138 (HN, LE); id., 42 km to NE from Dalat city, primary closed broadleaved evergreen forest on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1500—1600 m alt. (N 12° 12', E 108° 44'), 24 IV 1997, N VH 4271 (HN, LE).

8. *Apostasia odorata* Blume

S. Vietnam, prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 41 km to NE from Dalat city, closed primary wet broadleaved subcloud forest on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1500—1600 m alt. (N 12° 11', E 108° 43'), 22 IV 1997, N VH 4174 (HN, LE); id., 42 km to NE from Dalat city, open sedges swamp with *Fokienia hodginsii* on granite shelves of giant waterfall in upper reaches of Lieng Ly river on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1300 m alt. (N 12° 12', E 108° 44'), 24 IV 1997, N VH 4322a (HN, LE); id., 25 IV 1997, N VH 4378 (HN, LE).

9. *Appendicula cornuta* Blume

N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipalite Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, closed evergreen broadleaved primary forest on steep slopes and bluffs of limestone

ridges and mesas at 600–650 m alt., 25–27 V 1997, N VH 4965 (HN, LE); S. Vietnam, prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 42 km to NE from Dalat city, granite outcrops and bluffs of giant waterfall in upper reaches of Lieng Ly river on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1300 m alt. (N 12° 12', E 108° 44'), 24 IV 1997, N VH 4285 (HN, LE).

10. *A. gracilis* Aver.

S. Vietnam, prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 42 km to NE from Dalat city. Primary closed broadleaved evergreen forest along bluffs of giant waterfall in upper reaches of Lieng Ly river on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1300 m alt. (N 12° 12', E 108° 44'), 24 IV 1997, N VH 4293 (HN, LE).

11. *A. hexandra* (Koenig) J. J. Smith

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40', E 105° 57'), primary evergreen open broadleaved dry forest on top of limestone mesas at 450–500 m alt., 16 V 1997, N VH 4644 (HN, LE); S. Vietnam, prov. Lam Dong, 8.5 km to S from Dalat city (N 11° 54', E 108° 27'), closed mixed secondary forest with *Dacrycarpus imbricatus* rich in primary elements along stream canyon at 1300–1400 m alt., 13 III 1997, N VH 2592 (HN, LE).

12. *Arachnis annamensis* (Rolfe) J. J. Smith

S. Vietnam, prov. Lam Dong, Dalat town, flowers were collected in collection of Dalat Institute of Biology from living wild collected samples, 7 V 1997, N VH sine N (LE).

13. *Arundina graminifolia* (D. Don) Hochr.

S. Vietnam, prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipalite Phuoc Binh, 37 km to NE from Dalat city, very old open dry secondary grassy coniferous forest with domination of *Pinus kesiya* along ridge on E macroslope of Noi Gia Rinht mt at 1300–1400 m alt. (N 12° 06', E 108° 43'), 2 IV 1997, N VH 3567 (HN, LE); id., prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, vicinities Klong Lan village, 32 km to NNE from Dalat city (N 12° 08', E 108° 39'), open spring sphagnum swamp on high terrace of river valley at the base of hills with old open *Pinus kesiya* forest at 1450 m alt. in 6–7 km from Bi Dup main peak to the W, 6 IV 1997, N VH 3732 (HN, LE); id., grassy-sedges swampy *Pinus kesiya* forest on high terrace of river valley at the base of hills at 1450 m alt. in 6–7 km from Bi Dup main peak to the W, 14 IV 1997, N VH 3974 (HN, LE).

14. *Bulbophyllum andersonii* (Hook. f.) J. J. Smith

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, vicinities Klong Lan village, 31 km to NE from Dalat city, old closed evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1450 m alt. (N 12° 08', E 108° 39'), 27 III 1997, N VH 3286 (HN, LE).

15. *B. astelidum* Aver.

S. Vietnam, prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipalite Phuoc Binh and prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay boundary region in 34 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved subcloud very wet forest along Noi Gia Rinht ridge at 1800–1900 m alt. (N 12° 07', E 108° 41'), 4 IV 1997, N VH 3639 (HN, LE).

16. *B. concinnum* Hook. f.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 29 km to NE from Dalat city. Primary mixed cloud forest with *Fokienia hodginsii* on peaks of Bi Dup ridge at 2150 m alt. in 1.5 km to N from main peak of mt system (N 12° 06', E 108° 39'), 1 V 1997, N VH 4457 (HN, LE).

17. *B. crassiusculifolium* Aver.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 31 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, vicinities Klong Lan village (N 12° 08', E 108° 39'). Closed primary broadleaved mt forest on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1850–1950 m alt., 15 III 1997, N VH 2682 (HN, LE); id., 35 km to NE from Dalat city, old closed evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on W macroslope of Bi Dup mt system at 1500 m alt. (N 12° 08', E 108° 39'), 26 III 1997, N VH 3235 (HN, LE); id., 32.5 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest along very wet deep stream canyon on NNW macroslope of Bi Dup mt system in 6–7 km to NNW from main peak at 1600–1700 m alt. (N 12° 07', E 108° 41'), 30 III 1997, N VH 3441 (HN, LE); id., 33.5 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved forest on W macroslope of Noi Gia Rinht ridge at 1600–1650 m alt. (N 12° 07', E 108° 41'), 4 IV 1997, N VH 3676 (HN, LE); id., prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipalite Phuoc Binh and prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay boundary region in 34 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved subcloud very wet forest along Noi Gia Rinht ridge at 1800–1900 m alt. (N 12° 07', E 108° 41'), 4 IV 1997, N VH 3640 (HN, LE).

18. *B. elatum* (Hook. f.) J. J. Smith

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 31 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, vicinities Klong Lanh village (N 12° 08', E 108° 39'), closed primary broadleaved mt forest on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1850—1950 m alt., 15 III 1997, N VH 2659 (HN, LE).

19. *B. frostii* Summerhayes

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 29 km to NEE from Dalat city, old open evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on W macroslope of Bi Dup mt system at 1450 m alt. (N 12° 08', E 108° 39'), 20 IV 1997, N VH 4099 (HN, LE).

20. *B. hymenanthum* Hook. f.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 32.5 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest along very wet deep stream canyon on NNW macroslope of Bi Dup mt system in 6—7 km to NNW from main peak at 1600—1700 m alt. (N 12° 07', E 108° 41'), 30 III 1997, N VH 3442 (HN, LE).

21. *B. luanii* Tixier

S. Vietnam, prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipalite Phuoc Binh in 34 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved forest along mt ridge between Bi Dup and Noi Gia Vinh mt at 1800—1900 m alt. (N 12° 07', E 108° 42'), 3 IV 1997, N VH 3584 (HN, LE); id., prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 26—28 km to NE from Dalat city, old open secondary dry coniferous mt forest with domination of *Pinus kesiya* at 1600—1750 m alt. in 8—10 km from Bi Dup main peak to the NW (N 12° 07', E 108° 36'), 19 IV 1997, N VH 4085 (HN, LE).

22. *B. odoratissimum* (J. E. Smith) Lindl.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay in 33.5 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved forest on W macroslope of Noi Gia Vinh ridge at 1600—1650 m alt. (N 12° 07', E 108° 41'), 4 IV 1997, N VH 3677 (HN, LE).

23. *B. pinicolum* Gagnep.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 31 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, vicinities Klong Lanh village (N 12° 08', E 108° 39'), old open secondary coniferous forest with domination of *Pinus kesiya* on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1600—1700 m alt., 15 III 1997, N VH 2695 (HN, LE); id., prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipalite Phuoc Binh, 37 km to NE from Dalat city, very old open dry secondary grassy coniferous forest with domination of *Pinus kesiya* along ridge on E macroslope of Noi Gia Vinh mt at 1300—1400 m alt. (N 12° 06', E 108° 43'), 2 IV 1997, N VH 3535 (HN, LE).

24. *B. reptans* (Lindl.) Lindl.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 14 km to NNW from Dalat city (N 12° 05', E 108° 22'), submontane old open secondary mixed forest with domination of *Pinus kesiya* at 1740—1760 m alt., 11 III 1997, N VH 2572 (HN, LE); id., 31 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, vicinities Klong Lanh village (N 12° 08', E 108° 39'), closed primary broadleaved mt forest on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1850—1950 m alt., 15 III 1997, N VH 2679 (HN, LE); id., 29 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, primary mixed cloud forest with *Fokienia hodginsii* on peaks of Bi Dup ridge at 2150 m alt. in 1.5 km to N from main peak of mt system (N 12° 06', E 108° 39'), 22 III 1997, N VH 3056 (HN, LE); id., 36—38 km to NE from Dalat city, closed primary dry evergreen broadleaved mt forest at 1550—1600 m alt. in 12—14 km from Bi Dup main peak to the NNW (N 12° 08', E 108° 39'), 8 IV 1997, N VH 3774 (HN, LE).

25. *B. retusiusculum* Reichenb. f.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 32.5 km to NE from Dalat city (N 12° 07', E 108° 41'), very old open secondary subcloud mossy mixed forest with domination of *Pinus kesiya*, *Lyonia* sp. and *Lithocarpus* sp. on NNW macroslope of Bi Dup mt system at 1700—1800 m alt., 28 III 1997, N VH 3295 (HN, LE); id., closed primary broadleaved mt forest along very wet deep stream canyon on NNW macroslope of Bi Dup mt system in 6—7 km to NNW from main peak at 1600—1700 m alt. (N 12° 07', E 108° 41'), 30 III 1997, N VH 3393 (HN, LE); id., 26—28 km to NE from Dalat city, old open secondary dry coniferous mt forest with domination of *Pinus kesiya* at 1500—1700 m alt. in 8—10 km from Bi Dup main peak to the NW (N 12° 07', E 108° 36'), 10 IV 1997, N VH 3834 (HN, LE); id., in 29—31 km to NNE from Dalat city, old open secondary dry coniferous mt forest with domination of *Pinus kesiya* at 1550—1700 m alt. in 8—10 km from Bi Dup main peak to the W (N 12° 07', E 108° 36'), 14 IV 1997, N VH 3954 (HN, LE); id., 29 km to NEE from Dalat city, old open evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on W macroslope of Bi Dup mt system at 1450 m alt. (N 12° 08', E 108° 39'), 16 IV 1997, N VH 4020 (HN, LE); id., old open evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on W

macroslope of Bi Dup mt system at 1450 m alt. (N 12° 08', E 108° 39'), 20 IV 1997, N VH 4101 (HN, LE); id., primary mixed cloud forest with *Fokienia hodginsii* on peaks of Bi Dup ridge at 2150 m alt. in 1.5 km to N from main peak of mt system (N 12° 06', E 108° 39'), 1 V 1997, N VH 4456 (HN, LE); S. Vietnam, prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipalite Phuoc Binh, 37 km to NE from Dalat city, very old open dry secondary grassy coniferous forest with domination of *Pinus kesiya* along ridge on E macroslope of Noi Gia Binh mt at 1300—1400 m alt. (N 12° 06', E 108° 43'), 2 IV 1997, N VH 3532 (HN, LE).

26. *B. semiteretifolium* Gagnep.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 14 km to NNW from Dalat city (N 12° 05', E 108° 22'), submontane old open secondary mixed forest with domination of *Pinus kesiya* at 1740—1760 m alt., 11 III 1997, N VH 2578 (HN, LE); id., distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 26—28 km to NE from Dalat city, old open secondary dry coniferous mt forest with domination of *Pinus kesiya* at 1500—1700 m alt. in 8—10 km from Bi Dup main peak to the NW (N 12° 07', E 108° 36'), 10 IV 1997, N VH 3832 (HN, LE).

27. *B. stenobulbon* Par. et Reichenb. f.

S. Vietnam, prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 42 km to NE from Dalat city, primary closed broadleaved evergreen forest on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1500—1600 m alt. (N 12° 12', E 108° 44'), 24 IV 1997, N VH 4275 (HN, LE).

28. *B. subebulbum* Gagnep.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 32.5 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest along very wet deep stream canyon on NNW macroslope of Bi Dup mt system in 6—7 km to NNW from main peak at 1600—1700 m alt. (N 12° 07', E 108° 41'), 30 III 1997, N VH 3395a (HN, LE); id., 36—38 km to NE from Dalat city, closed primary dry evergreen broadleaved mt forest at 1550—1600 m alt. in 12—14 km from Bi Dup main peak to the NNW (N 12° 08', E 108° 39'), 8 IV 1997, N VH 3786 (HN, LE); id., prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipalite Rhuoc Binh in 34 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved forest along mt ridge between Bi Dup and Noi Gia Binh mt at 1800—1900 m alt. (N 12° 07', E 108° 42'), 3 IV 1997, N VH 3583 (HN, LE); id., prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 42 km to NE from Dalat city, primary closed broadleaved evergreen forest along bluffs of giant waterfall in upper reaches of Lieng Ly river on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1300 m alt. (N 12° 12', E 108° 44'), 24 IV 1997, N VH 4295 (HN, LE).

29. *B. tixieri* Seidenf.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 14 km to NNW from Dalat city (N 12° 05', E 108° 22'), primary closed mixed forest with *Pinus kesiya* and *P. krempfii* at 1740—1760 m alt., 11 III 1997, N VH 2552 (HN, LE); id., 30 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, primary closed evergreen broadleaved forest on W macroslope of Bi Dup mt system at 1700—1900 m alt. (N 12° 08', E 108° 39'), 24 III 1997, N VH 3141 (HN, LE); id., 32.5 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest along very wet deep stream canyon on NNW macroslope of Bi Dup mt system in 6—7 km to NNW from main peak at 1600—1700 m alt. (N 12° 07', E 108° 41'), 30 III 1997, N VH 3401 (HN, LE); id., 35 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest on W macroslope of Noi Gia Binh ridge at 1700—1800 m alt. (N 12° 09', E 108° 41'), 7 IV 1997, N VH 3738 (HN, LE); id., 26—28 km to NE from Dalat city, old open secondary dry coniferous mt forest with domination of *Pinus kesiya* at 1500—1700 m alt. in 8—10 km from Bi Dup main peak to the NW (N 12° 07', E 108° 36'), 10 IV 1997, N VH 3836 (HN, LE); id., prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 42 km to NE from Dalat city, primary closed broadleaved evergreen forest along bluffs of giant waterfall in upper reaches of Lieng Ly river on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1300 m alt. (N 12° 12', E 108° 44'), 24 IV 1997, N VH 4282 (HN, LE).

30. *B. umbellatum* Lindl.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 31 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay (N 12° 08', E 108° 39'), closed primary broadleaved mt forest on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1550—1700 m alt., 17 III 1997, N VH 2771 (HN, LE); id., 26—28 km to NE from Dalat city, old open secondary dry coniferous mt forest with domination of *Pinus kesiya* at 1500—1700 m alt. in 8—10 km from Bi Dup main peak to the NW (N 12° 07', E 108° 36'), 10 IV 1997, N VH 3838 (HN, LE).

31. *Calanthe alismifolia* Lindl.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 30 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, primary closed evergreen broadleaved forest on W macroslope of Bi Dup mt system at 1700—1900 m alt. (N 12° 08', E 108° 39'), 24 III 1997, N VH 3142 (HN, LE); id., prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipalite Phuoc Binh in 34 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved forest along mt ridge between Bi Dup and Noi Gia Binh mt at 1800—1900 m alt. (N 12° 07', E 108° 42'), 3 IV 1997, N VH 3580 (HN, LE); id., prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 42 km to NE from Dalat city, primary closed broadleaved evergreen forest on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1600—1700 m alt. (N 12° 12', E 108° 44'), 25 IV 1997, N VH 4336 (HN, LE).

32. *C. argenteo-striata* Tang et Cheng

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40', E 105° 57'), primary evergreen open broadleaved dry forest on top of limestone mesas at 450—500 m alt., 16 V 1997, N VH 4640 (HN, LE); id., prov. Cao Bang, Distr. Tra Linh, municipalite Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, dry broadleaved evergreen closed primary forest on steep slopes and bluffs of limestone ridges and mesas at 650—750 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4904a (HN, LE).

33. *C. clavata* Lindl.

S. Vietnam, prov. Kontum, closed evergreen primary forest on N slope of Ngoc Linh mountain system at 2000 m alt., 10 III 1995, N VH 639 (HN, LE); id., prov. Lam Dong, 29 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong municipalite Da Chay, primary wet closed broadleaved subcloud forest along main Bi Dup ridge at 1900—2000 m alt. (N 12° 06', E 108° 39'), 22 III 1997, N VH 3023 (HN, LE); id., prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipalite Phuoc Binh in 34 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved forest along mt ridge between Bi Dup and Noi Gia Binh mt at 1800—1900 m alt. (N 12° 07', E 108° 42'), 3 IV 1997, N VH 3630 (HN, LE).

34. *C. velutina* Ridl.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 31 km to NE from Dalat city (N 12° 08', E 108° 39'), closed primary evergreen broadleaved mt forest on NNW macroslope of Bi Dup mt system at 1600—1700 m alt., 2 V 1997, N VH 4525 (HN, LE).

35. *Callostylis rigida* Blume

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40', E 105° 57'). Primary evergreen open broadleaved dry forest on top of limestone mesas at 450—500 m alt., 16 V 1997, N VH 4649 (HN, LE); id., prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipalite Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, open dry primary mixed forest with domination of *Keteleeria fortunei* on tops of limestone mesas and ridges at 800—950 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4988 (HN, LE); S. Vietnam, prov. Lam Dong, 31 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, vicinities Klong Lanh village (N 12° 08', E 108° 39'), closed broadleaved secondary forest rich in primary elements along small river on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1450—1500 m alt., 16 III 1997, N VH 2714 (HN, LE); id., old closed evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1450 m alt. (N 12° 08', E 108° 39'), 27 III 1997, N VH 3282 (HN, LE).

36. *Cephalantheropsis gracilis* (Lindl.) S. Y. Hu

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 35 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest on W macroslope of Noi Gia Binh ridge at 1600 m alt. (N 12° 09', E 108° 41'), 7 IV 1997, N VH 3748 (HN, LE); id., 40 km to NE from Dalat city, closed primary evergreen broadleaved wet mt forest on SW macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1500—1650 m alt. (N 12° 11', E 108° 43'), 26 IV 1997, N VH 4423 (HN, LE).

37. *Ceratostylis himalaica* Hook. f.

N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipalite Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, open dry primary mixed forest with domination of *Keteleeria fortunei* on tops of limestone mesas and ridges at 800—950 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4987 (HN, LE).

38. *C. subulata* Blume

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40', E 105° 57'), primary evergreen open broadleaved dry forest on top of limestone mesas at 500—550 m alt., 16 V 1997, N VH 4656 (HN, LE); S. Vietnam, prov. Lam Dong, 14 km to NNW from Dalat city (N 12° 05', E 108° 22'), submontane old open secondary mixed forest with domination of *Pinus kesiya* at 1740—1760 m alt., 11 III 1997, N VH 2571 (HN, LE); id., municipalite Da Chay, 36—38 km to NE from Dalat city, closed primary dry evergreen broadleaved mt forest at 1550—1600 m alt. in 12—14 km from Bi Dup main peak to the NNW (N 12° 08', E 108° 39'), 8 IV 1997, N VH 3778 (HN, LE); id., prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 42 km to NE from Dalat city, primary closed broadleaved evergreen forest on shelves and along bluffs of giant waterfall in upper reaches of Lieng Ly river on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1300 m alt. (N 12° 12', E 108° 44'), 25 IV 1997, N VH 4374 (HN, LE).

39. *C. radiata* J. J. Smith

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 14 km to NNW from Dalat city (N 12° 05', E 108° 22'), submontane old open secondary mixed forest with domination of *Pinus kesiya* at 1740—1760 m alt., 11 III 1997, N VH 2575 (HN, LE); id., 31 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, vicinities Klong Lanh village

(N 12° 08', E 108° 39'), closed primary broadleaved mt forest on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1850—1950 m alt., 15 III 1997, N VH 2690 (HN, LE); id., 36—38 km to NE from Dalat city, closed primary dry evergreen broadleaved mt forest at 1550—1600 m alt. in 12—14 km from Bi Dup main peak to the NNW (N 12° 08', E 108° 39'), 8 IV 1997, N VH 3776 (HN, LE); id., 29 km to NEE from Dalat city, old open evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on W macroslope of Bi Dup mt system at 1450 m alt. (N 12° 08', E 108° 39'), 16 IV 1997, N VH 3997 (HN, LE); id., 40 km to NE from Dalat city, closed primary evergreen broadleaved wet mt forest on SW macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1500—1650 m alt. (N 12° 11', E 108° 43'), 26 IV 1997, N VH 4424 (HN, LE).

40. *Cleisostoma inflatum* (Rolfe) Garay

S. Vietnam, prov. Lam Dong, Dalat town, flowers were collected in collection of Dalat Institute of Biology from living wild collected samples, 7 V 1997, VH sine N (LE).

41. *C. paniculatum* (Ker.-Gawl.) Garay

N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipalite Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, open dry primary mixed forest with domination of *Keteleeria fortunei* on tops of limestone mesas and ridges at 850—1000 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4878 (HN, LE).

42. *C. rostratum* (Lindl.) Garay

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40', E 105° 57'), broadleaved evergreen closed primary forest on steep slopes and bluffs of limestone mesas at 450—500 m alt., 17 V 1997, N VH 4773 (HN, LE); id., prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipalite Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, closed evergreen broadleaved primary forest on steep slopes and bluffs of limestone ridges and mesas at 500—550 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4978 (HN, LE).

43. *C. striatum* (Reichenb. f.) Garay

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40', E 105° 57'), primary evergreen open broadleaved dry forest on top of limestone mesas at 550—600 m alt., 16 V 1997, N VH 4693 (HN, LE); S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 36—38 km to NE from Dalat city, closed primary dry evergreen broadleaved mt forest at 1550—1600 m alt. in 12—14 km from Bi Dup main peak to the NNW (N 12° 08', E 108° 39'), 8 IV 1997, N VH 3785 (HN, LE).

44. *C. williamsonii* (Reichenb. f.) Garay

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40', E 105° 57'), primary evergreen open broadleaved dry forest on top of limestone mesas at 550—600 m alt., 16 V 1997, N VH 4686a (HN, LE); id., prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipalite Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, open dry primary mixed forest with domination of *Keteleeria fortunei* on tops of limestone mesas and ridges at 850—1000 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4876 (HN, LE).

45. *Cleisostomopsis eberhardtii* (Fin.) Seidenf.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 35 km to NE from Dalat city, old closed evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on W macroslope of Bi Dup mt system at 1500 m alt. (N 12° 08', E 108° 39'), 26 III 1997, N VH 3216 (HN, LE); id., vicinities Klong Lan village, 31 km to NE from Dalat city, old closed evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1450 m alt. (N 12° 08', E 108° 39'), 27 III 1997, N VH 3289 (HN, LE); id., 32.5 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest along very wet deep stream canyon on NNW macroslope of Bi Dup mt system in 6—7 km to NNW from main peak at 1600 m alt. (N 12° 07', E 108° 41'), 30 III 1997, N VH 3412 (HN, LE); id., 29 km to NEE from Dalat city, old open evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on W macroslope of Bi Dup mt system at 1450 m alt. (N 12° 08', E 108° 39'), 16 IV 1997, N VH 3996 (HN, LE).

46. *Coelogyne sanderae* Kraenzl.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 35 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved wet cloud forest along tops of Noi Gia Rin ridge at 1900—2000 m alt. (N 12° 09', E 108° 41'), 18 III 1997, N VH 2822, 2847, 2848, 2849 (HN, LE); id., closed broadleaved subcloud forest on main peak of Bi Dup mountain system at 2260 m alt. (N 12° 05', E 108° 40'), 21 III 1997, N VH 3007 (HN, LE); id., primary mixed cloud forest with *Fokienia hodginsii* on peaks of Bi Dup ridge at 2150 m alt. in 1.5 km to N from main peak of mt system (N 12° 06', E 108° 39'), 22 III 1997, N VH 3050 (HN, LE); id., 32.5 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest along mt ridge in 5—6 km to NNW from main Bi Dup peak at 1800—1900 m alt. (N 12° 07', E 108° 41'), 29 III 1997, N VH 3342 (HN, LE); id., 35 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved evergreen mt forest with *Pinus krempfii* on W macroslope of Noi Gia

Rinh ridge at 1700—1800 m alt. (N 12° 09', E 108° 41'), 18 IV 1997, N VH 4053 (HN, LE); id., 31 km to NE from Dalat city (N 12° 08', E 108° 39'), closed primary evergreen broadleaved mt forest on NNW macroslope of Bi Dup mt system at 1700—1800 m alt., 30 IV 1997, N VH 4447 (HN, LE); id., prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay and prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son boundary region, 41 km to NE from Dalat city, primary closed broadleaved subcloud forest along Nui Hon Giao ridge at 1900—2000 m alt. (N 12° 11', E 108° 43'), 23 IV 1997, N VH 4187 (HN, LE).

47. *C. eberhardtii* Gagnep.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 29 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, primary mixed cloud forest with *Fokienia hodginsii* on peaks of Bi Dup ridge at 2150 m alt. in 1.5 km to N from main peak of mt system (N 12° 06', E 108° 39'), 22 III 1997, N VH 3051 (HN, LE); id., 32.5 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest along very wet deep stream canyon on NNW macroslope of Bi Dup mt system in 6—7 km to NNW from main peak at 1600—1700 m alt. (N 12° 07', E 108° 41'), 30 III 1997, N VH 3403 (HN, LE); id., 29 km to NEE from Dalat city, old open evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on W macroslope of Bi Dup mt system at 1450 m alt. (N 12° 08', E 108° 39'), epiphyte on old mossy trees over river, 16 IV 1997, N VH 4015 (HN, LE).

48. *C. mooreana* Sander ex Rolfe

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay and prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son boundary region, 41 km to NE from Dalat city, primary closed broadleaved subcloud forest along Nui Hon Giao ridge at 1900—2000 m alt. (N 12° 11', E 108° 43'), 23 IV 1997, N VH 4185 (HN, LE); id., 23 IV 1997, N VH 4192 (HN, LE); id., 29 km to NE from Dalat city, primary mixed cloud forest with *Fokienia hodginsii* on peaks of Bi Dup ridge at 2150 m alt. in 1.5 km to N from main peak of mt system (N 12° 06', E 108° 39'), 1 V 1997, N VH 4459 (HN, LE).

49. *Collabium chloranthum* (Gagnep.) Seidenf.

S. Vietnam, prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipalite Phuoc Binh, 37 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest on E macroslope of Noi Gia Rinh ridge at 1600—1700 m alt. (N 12° 06', E 108° 43'), 3 IV 1997, N VH 3570 (HN, LE).

50. *Corymborkis veratrifolia* (Reinw.) Blume

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40', E 105° 57'), primary evergreen broadleaved forest on steep slopes and bluffs of limestone mesas at 200—250 m alt., 15 V 1997, N VH 4609 (HN, LE); id., broadleaved evergreen closed primary forest on steep slopes and bluffs of limestone mesas at 400—450 m alt., 17 V 1997, N VH 4768 (HN, LE).

51. *Cryptostylis arachnites* (Blume) Hassk.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 36—38 km to NE from Dalat city, closed primary dry evergreen broadleaved mt forest at 1550—1600 m alt. in 12—14 km from Bi Dup main peak to the NNW (N 12° 08', E 108° 39'), 8 IV 1997, N VH 3775 (HN, LE); id., prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 42 km to NE from Dalat city, primary closed broadleaved evergreen forest on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1600—1700 m alt. (N 12° 12', E 108° 44'), 25 IV 1997, N VH 4343 (HN, LE).

52. *Cymbidium aloifolium* (L.) Sw.

N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipalite Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, open dry primary mixed forest with domination of *Keteleeria fortunei* on tops of limestone mesas and ridges at 850—1000 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4888 (HN, LE).

53. *C. eburneum* Lindl.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 29 km to NE from Dalat city, primary mixed cloud forest with *Fokienia hodginsii* on peaks of Bi Dup ridge at 2150 m alt. in 1.5 km to N from main peak of mt system (N 12° 06', E 108° 39'), 1 V 1997, N VH 4460 (HN, LE).

54. *C. ensifolium* (L.) Sw.

S. Vietnam, prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipalite Phuoc Binh, 37 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest on E macroslope of Noi Gia Rinh ridge at 1300—1400 m alt. (N 12° 06', E 108° 43'), 2 IV 1997, N VH 3539 (HN, LE).

55. *C. lancifolium* Hook.

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40', E 105° 57'), primary evergreen broadleaved forest on steep slopes and bluffs of limestone mesas at 200—250 m alt., 15 V 1997, N VH 4603 (HN, LE); id., prov. Cao Bang,

distr. Tra Linh, municipalite Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, close evergreen broadleaved primary forest on steep slopes and bluffs of limestone ridges and mesas at 600—650 m alt. 25—27 V 1997, N VH 4964 (HN, LE); S. Vietnam, prov. Lam Dong, 8.5 km to S from Dalat city (N 11° 54', E 108° 27'), closed mixed secondary forest with *Dacrycarpus imbricatus* rich in primary elements along stream canyon at 1300—1400 m alt., 13 III 1997, N VH 2593 (HN, LE); id., 30 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, primary closed evergreen broadleaved forest on W macroslope of Bi Dup mt system at 1700—1900 m alt. (N 12° 08', E 108° 39'), 24 III 1997, N VH 3177 (HN, LE); id., 32 km to NNE from Dalat city (N 12° 08', E 108° 39'), old secondary dry evergreen broadleaved mt forest rich in primary elements at 1500—1550 m alt. in 8—10 km from Bi Dup main peak to the W, 6 IV 1997, N VH 3703 (HN, LE); id., 36—38 km to NE from Dalat city, close primary dry evergreen broadleaved mt forest at 1550—1600 m alt. in 12—14 km from Bi Dup main peak to the NNW (N 12° 08', E 108° 39'), 8 IV 1997, N VH 3777 (HN, LE); id., prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipalite Phuoc Binh, 37 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved wet mt forest on E macroslope of Noi Gi Rin ridge at 1700—1800 m alt. (N 12° 06', E 108° 43'), 2 IV 1997, N VH 3529 (HN, LE).

56. *C. schroederi* Rolfe

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 31 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, vicinity Klong Lan village (N 12° 08', E 108° 39'), old open secondary coniferous forest with domination of *Pinus kesiya* on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1600—1700 m alt., 15 III 1997, N VH 2699 (HN, LE); id. 23 IV 1997, N VH 4245a (LE); id., 30 IV 1997, N VH 4437a (HN, LE).

57. *C. sinense* (Jacks.) Willd.

S. Vietnam, prov. Kontum, evergreen primary forest on W slope of Ngoc Linh mountain system at 1250 m alt., elevation from Dak Mek river to Long Nam village, 17 III 1995, N VH 838b (LE).

58. *Cyrtosia javanica* Blume

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Ho and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40', E 105° 57'), primary evergreen closed broadleaved forest on steep slopes and bluffs of limestone mesas at 500—550 m alt., 16 V 1997, N VH 4677 (HN, LE).

59. *Dendrobium acinaciforme* Roxb.

N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipalite Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, open dry primary mixed forest with domination of *Keteleeria fortunei* on tops of limestone mesas and ridges at 650—900 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4906 (HN, LE).

60. *D. bellatulum* Rolfe

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 14 km to NNW from Dalat city (N 12° 05', E 108° 22'), submontane old open secondary mixed forest with domination of *Pinus kesiya* at 1740—1760 m alt., 11 III 1997, N VH 2566, 256 (HN, LE); id., 31 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, vicinities of Klong Lan village (N 12° 08', E 108° 39'), old open secondary coniferous forest with domination of *Pinus kesiya* on NV macroslope of Bi Dup mt system at 1600—1700 m alt., 15 III 1997, N VH 2693 (HN, LE).

61. *D. cariniferum* Reichenb. f.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 29 km to NEE from Dalat city, old open evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on W macroslope of Bi Dup mt system at 1450 m alt. (N 12° 08', E 108° 39'), 16 IV 1997, N VH 4016 (HN, LE).

62. *D. daoense* Gagnep.

N. Vietnam, prov. Thai Nguyen, distr. Dai Tu, vicinities of Tam Dao town, NE macroslope of Tam Dao ridge at 950—1000 m alt. (N 21° 27', E 105° 38'), closed wet evergreen broadleaved primary forest on steep mt slope, 31 V 1997, N VH 5053 (HN, LE).

63. *D. heterocarpum* Lindl.

S. Vietnam, prov. Kontum, evergreen primary forest along stream (Dak Mek river system) at 850—900 m alt. on W slope of Ngoc Linh mountain system above Muong Hoong village, 14 IV 1995, N VH 1345 (HN, LE); id., prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 29 km to NEE from Dalat city, old open evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on W macroslope of Bi Dup mt system at 1450 m alt. (N 12° 08', E 108° 39'), 16 IV 1997, N VH 4014 (HN, LE).

64. *D. loddigesii* Rolfe

N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, subdistr. Quoc Toan, open dry evergreen *Keteleeria fortunei* forest on tops of remnant limestone mountains at 850—900 m alt. near Thang Hen lake in environs of Than Hen and Lung Tao villages, 21 X 1995, N CB 8 (LE).

65. *D. pseudotenellum* Guillaum.

S. Vietnam, prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipalite Phuoc Binh, 37 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved wet mt forest on E macroslope of Noi Gia Rin ridge at 1700—1800 m alt. (N 12°

36', E 108° 43'), 1 IV 1997, N VH 3509 (HN, LE); id., prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 36—38 km to NE from Dalat city, closed primary dry evergreen broadleaved mt forest at 1550—1600 m alt. in 12—14 km from Bi Dup main peak to the NNW (N 12° 08', E 108° 39'), 8 IV 1997, N VH 3790 (HN, LE); id., 29—31 km to NNE from Dalat city, old open secondary dry coniferous mt forest with domination of *Pinus kesiya* at 1550—1700 m alt. in 8—10 km from Bi Dup main peak to the W (N 12° 07', E 108° 36'), 14 IV 1997, N VH 3962a (HN, LE); id., 29 km to NEE from Dalat city, old open evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on W macroslope of Bi Dup mt system at 1450 m alt. (N 12° 08', E 108° 39'), 16 IV 1997, N VH 3999 (HN, LE); id., 40 km to NE from Dalat city, closed primary wet broadleaved forest on S macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1600—1650 m alt. (N 12° 11', E 108° 43'), 21 IV 1997, N VH 4139 (HN, LE).

66. *D. salaccense* (Blume) Lindl.

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40', E 105° 57'), primary evergreen open broadleaved dry forest on top of limestone mesas at 550—600 m, alt., 16 V 1997, N VH 4682 (HN, LE).

67. *D. sociale* J. J. Smith

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 8.5 km to S from Dalat city (N 11° 54', E 108° 27'), closed mixed secondary forest with *Dacrycarpus imbricatus* rich in primary elements along stream canyon at 1300—1400 m alt., 13 III 1997, N VH 2583 (HN, LE).

68. *D. terminale* Par. et Reichenb. f.

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40', E 105° 57'), primary evergreen broadleaved forest on steep slopes and bluffs of limestone mesas at 200—250 m alt., 15 V 1997, N VH 4591 (HN, LE).

69. *D. thyrsoflorum* Reichenb. f.

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40', E 105° 57'), broadleaved evergreen closed primary forest on steep slopes and bluffs of limestone mesas at 350—400 m alt., 17 V 1997, N VH 4769 (HN, LE).

70. *D. truncatum* Lindl.

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40', E 105° 57'), primary evergreen broadleaved forest on steep slopes and bluffs of limestone mesas at 200—250 m alt., 15 V 1997, N VH 4593 (HN, LE); id., 16 V 1997, N VH 4639 (HN, LE); S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 35 km to NE from Dalat city, old closed evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on W macroslope of Bi Dup mt system at 1500 m alt. (N 12° 08', E 108° 39'), 26 III 1997, N VH 3221 (HN, LE); id., 32.5 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest along very wet deep stream canyon on NNW macroslope of Bi Dup mt system in 6—7 km to NNW from main peak at 1600—1700 m alt. (N 12° 07', E 108° 41'), 30 III 1997, N VH 3440 (HN, LE); id., 31 km to NE from Dalat city, old open evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on W macroslope of Bi Dup mt system at 1500—1550 m alt. (N 12° 08', E 108° 39'), 13 IV 1997, N VH 3916 (HN, LE).

71. *D. virgineum* Reichenb. f.

S. Vietnam, prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 41 km to NE from Dalat city, closed primary wet broadleaved subcloud forest on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1600—1700 m alt. (N 12° 11', E 108° 43'), 22 IV 1997, N VH 4150 (HN, LE).

72. *Didimoplexiopsis khiriwongensis* Seidenf.

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40', E 105° 57'), primary evergreen closed broadleaved forest on steep slopes and bluffs of limestone mesas at 450—550 m alt., 16 V 1997, N VH 4650; S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 36—38 km to NE from Dalat city, closed primary dry evergreen broadleaved mt forest at 1550—1600 m alt. in 12—14 km from Bi Dup main peak to the NNW (N 12° 08', E 108° 39'), 8 IV 1997, N VH 3780 (HN, LE); id., prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 41 km to NE from Dalat city, closed primary wet broadleaved subcloud forest on E macroslope on Nui Hon Giao ridge at 1500—1600 m alt. (N 12° 11', E 108° 43'), 22 IV 1997, N VH 4156a (HN, LE).

Выражаю сердечную благодарность всем участникам исследований по программе проекта. Кроме автора этой публикации в сборе гербарных коллекций наибольшее участие принимали вьетнамские ботаники Нгуен Тьен Хьеп (Nguyen Tien Hiep), Фан Ке Лок (Phan Ke Loc) и Нгуен Куок Бинь (Nguyen Quoc Binh).

Полевые исследования проводились при финансовой поддержке Национального географического общества США, грант «Изучение флоры высокогорий Южного Вьетнама». (U.S.A. National Geographic Society, grant «Highland flora of the South Vietnam», N 5094-93, 5803-96).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В. Новые и редкие виды орхидных (*Orchidaceae*) во флоре Вьетнама // Новости сист. высш. раст. СПб., 1998. Вып. 31. С. 39—67.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 19 II 1999

УДК 581.9(47)

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 3

© Е. В. Мавродиев, А. П. Сухоруков .

ЗАМЕТКИ О НОВЫХ, РЕДКИХ И КРИТИЧЕСКИХ ТАКСОНАХ ФЛОРЫ ЮГО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

E. V. MAVRODIEV, A. P. SUKHORUKOV. NOTES OF THE NEW, RARE AND CRITICAL TAXA
IN THE FLORA OF SOUTH-EAST OF EUROPEAN RUSSIA

Впервые для флоры России приведена *Typha laximanii* var. *getica*, для флоры юго-востока Европейской России — 8 видов, для Астраханской, Волгоградской, Оренбургской областей и Калмыкии — по 1 виду, для Башкирии — 3 вида. *Atriplex crassifolia* исключается из состава флоры юго-востока Европейской России.

Ключевые слова: флора, юго-восток Европейской России, новые и редкие виды.

Основной материал для настоящего сообщения получен в результате критического анализа гербарных фондов Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (МГУ) (MW), Главного ботанического сада РАН (МНА), Московского педагогического государственного университета (МОСП), Всероссийского института лекарственных и ароматических растений (МОСМ), Всероссийского института растениеводства (ВИР), Санкт-Петербургского государственного университета (ЛСБ), Волгоградского государственного педагогического университета (ВПО), Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева (МСХА) и кафедры биогеографии МГУ. Стационарные исследования проведены авторами в Волгоградской и Астраханской областях, гербарные сборы хранятся в MW.

Сведения по произрастанию и экологии таксонов даны нами для следующих расположенных на юго-востоке Европы административных единиц России и Казахстана: Астраханской, Волгоградской, Саратовской областей, республик Башкирии и Калмыкии, а также лежащих на правом берегу р. Урал районов Гурьевской, Оренбургской и Уральской областей.

Typha domingensis (Pers.) Steudel s. str. Образец, собранный в окрестности Сарепты (Волгоградская обл.) А. Беккером (LE), действительно относится к этому виду поэтому последний ошибочно исключен из состава флоры европейской части б. СССР при написании очередной обработки рода (Леонова, 1979). Данное место нахождение — самое северное на территории Европейской России. Вид известен также в Астраханской обл. (LE).

T. laximanii Lepechin var. *getica* Morariu. По нашим наблюдениям, широко распространена в пределах Астраханской и Волгоградской областей, где встречается

как совместно с типовой разновидностью (изредка), так и в составе значительных монодоминантных фитоценозов. В МНА имеется образец *T. laxmannii* var. *getica*, собранный Г. Ю. Клинковой из ст. Кумылженской Подтелковского р-на Волгоградской обл. Данная разновидность — новинка для флоры б. СССР. Она описана из-под Бухареста (isotypus — MW). Ее ареал, согласно нашим исследованиям, охватывает ряд районов Южной Европы, Кавказа и Средней Азии (LE, MW, МНА).

Chenopodium aristatum L. var. *inerme* W. Z. Di. Безостая разновидность, встречающаяся по всему ареалу вида (с западной границей в Башкирии) и свойственная более влажным местообитаниям. Образцы таких растений были отмечены еще М. М. Ильиным в эксикатах «Гербария Флоры СССР» (№ 3502), однако без придания им какого-либо таксономического статуса.

Atriplex crassifolia С. А. Меу. Неоднократно приводился для Нижнего Поволжья (Aellen, 1939; Иванов, 1989; Медведева, 1996), но все эти сведения не подтверждаются гербарным материалом. Очевидно, авторы имели дело с *A. patens* (Litv.) Iljin. Мы исключаем *A. crassifolia* из состава флоры юго-востока Европы.

A. hortensis L. Данные А. Беккера (Becker, 1858), К. Клауса (1852), Н. А. Димо и Б. А. Келлера (1908) послужили основой для указания вида во «Флоре юго-востока...» (Ильин, 1930). По нашим сведениям, в Красноармейском р-не г. Волгограда *A. hortensis* более не встречается. Вид приводился также для флоры Башкирии (Федченко, Федченко, 1894; Алексеев, 1988). Анализ гербарных материалов показывает, что работавшие в регионе коллекторы нередко принимают за *A. hortensis* крупные экземпляры *A. prostrata* Boucher ex DC., голые формы *A. sagittata* Borkh. и даже *A. aucheri* Moq., видимо, на основании сходства размеров размеров прицветников и положения плода у обоих видов. Несомненно, что на территории юго-востока Европы *A. hortensis* относится в настоящее время к числу самых редких или вовсе не встречающихся растений.

A. laevis С. А. Меу. Окрестности г. Волгограда: [Красноармейский р-н], солончак близ пл. Завод им. Кирова, 22 IX 1996, Ю. Алексеев (MW). В последние десятилетия ареал этой лебеды расширяется; известен ряд случаев натурализации, в частности в лесной зоне Средней России (Сухоруков, 1998). В пределах юго-востока Европы это первое достоверное местонахождение *A. laevis*. Указания для территории Башкирии (Алексеев, 1988) относятся, очевидно, к *A. patens*. Подтверждением тому могут служить многочисленные сборы последнего вида из этой республики и соответствующие его морфологического описания в процитированном источнике с габитуральными характеристиками. Западная граница ареала *A. laevis* проводится нами по Тургайской обл. Казахстана (LE).

A. micrantha С. А. Меу. По наблюдениям одного из авторов, сделанным в Калачевском и Палласовском районах Волгоградской обл., а также в Красноармейском р-не г. Волгограда, *A. micrantha* является довольно обычным растением южных степей и полупустынь. Вопреки мнению Н. А. Медведевой (1991), эта лебеда не является строгим галофитом; она отмечена нами на солончаках (нередко аспектируя с такими галофильными растениями, как *Atriplex verrucifera* Bieb., *Suaeda acuminata* (С. А. Меу) Moq., *Frankenia hirsuta* L., *Petrosimonia triandra* (Pall.) Simonk., по солонцеватым степным участкам (в сообществах с *Camphorosma monspeliaca* L., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Salsola tamariscina* Pall.), у подножья сложенных известняками обрывов в долине р. Дон (совместно с *Atriplex sagittata* и *A. oblongifolia* Waldst. et Kit), на разнообразных вторичных местообитаниях. Северная граница ареала *A. micrantha* сейчас проводится по окрестностям г. Саратова (Березуцкий, 1998) и далее на восток по линии Пугачев — Бузулук — Оренбург — Орск. В Башкирии вид достоверно неизвестен, однако его обнаружение в южных районах республики более чем вероятно.

A. oblongifolia Waldst. et Kit. Указывался для Башкирии (Алексеев, 1988). Новая находка: Башкирия, [Стерлитамакский р-н], 45 км на северо-запад от г. Стерлитамака, пастбище по притокам р. Уршака у деревни Уразметово, 10 IV 1960, И. Губанов (MW). Вид довольно обычен по всему юго-востоку Европы.

A. rosea L. В прошлом веке эта переднеазиатская по происхождению лебеда была известна из Саратовской и Волгоградской областей (LE, LECB). В последние семь десятилетий (!) она не отмечалась не только в нашем регионе, но и в Средней России (Сухоруков, 1999). Достоверный материал по *A. rosea*, собранный несколько лет назад в пределах России, нам известен только из Краснодарского края (MOSP). Любопытно, что например, и в Германии эта лебеда также исчезает (Feder, 1998). Причины регрессии ареала вида нам неясны.

A. sphaeromorpha Iljin. Согласно нашему исследованию, северная граница ареала вида проходит по линии Серафимович — Петров Вал — Иловатка — Пушкино — Уральск — Илек, примерно совпадая с границей подзоны южных степей. В «Конспекте флоры Саратовской области» (1979) и «Флоре Саратовской области» (1987) *A. sphaeromorpha* не отмечен, хотя известные сборы этого растения с территории левобережных районов области (LE, гербарий МСХА) еще на рубеже XIX—XX вв. Для правобережья Волгоградской обл. вид также не приводился (Маевский, 1964). Границы ареала *A. sphaeromorpha* в целом требуют критического исследования.

Kalidium caspicum (L.) Ung-Sternb. Астраханская обл., Наримановский р-н, севернее подножия бэровского бугра Яус-Тюбе, 22 IX 1952, Н. Соколова (гербарий кафедры биогеографии МГУ). В исследуемом регионе вид был известен лишь из окрестностей г. Гурьева (LE, MW). По всей вероятности, встречается в Северном Прикаспии довольно редко. В MOSP мы обнаружили образец *K. caspicum* из Соль-Илецкого р-на Оренбургской обл. (окрестности ст. Маячная), собранный неизвестным коллектором. Несмотря на то что эта точка находится за пределами р. Урал (примерно в 60 км к югу от границы юго-востока Европы), мы приводим этот сбор, исходя из возможности обнаружения вида на территории европейской части Оренбургской и Уральской областей. В пользу такого заключения могут также служить хронологические данные, представленные Н. И. Никольской (1972).

Suaeda microphylla Pall. Республика Калмыкия, Черноземельский р-н, в 10 км к северо-северо-западу от пос. Черноземельский, полынно-солянковая полупустыня близ сая, 2 IX 1995, № 50, В. Неронов, опр. А. Сухоруков (MW); Калмыкия, Сошинское соленое озеро, 12 IX 1929, Тугаев (LE). Ранее вид указывался лишь для Уральской обл. (Цвелев, 1996). Вероятны новые находки в Северном Прикаспии.

Salsola laricina Pall. Башкирия, Хайбуллинский р-н, юго-восточнее с. Акъяр, солонцеватый выгон, 11 IX 1998, Л. Киркопуло, опр. А. Сухоруков (MW). Новый вид для флоры Башкирии. Указанное местонахождение — одно из самых северных. Известен из всех областей.

Noaea mucronata (Forsk.) Aschers. et Schweinf. В MW обнаружен единственный сбор Прескотта начала XIX в. из окрестностей Астрахани («Astrachan»). Никем более для флоры юго-востока Европы не приводился. Ближайшие местонахождения — в Кизлярском р-не Дагестана (MW).

Anabasis salsa (C. A. Mey) Benth. ex Volkens. Башкирия, у Бакер-Тау, засоленное микропонижение, 28 VII 1964, Л. Демидова (MOSM). Новый вид для флоры Башкирии. Самая северная из известных находок вида.

Petrosimonia brachyphylla (Bunge) Iljin. Оренбургская обл., Буртинский р-н, солонец между пос. Донским и пос. Белявским, 27 VII 1931, Л. Скворцова, опр. А. Сухоруков (MOSP). Самое северное местонахождение этого полупустынного вида на юго-востоке Европы. Западная граница ареала проходит по ряду приволжских районов Волгоградской и Астраханской областей, где *P. brachyphylla* встречается, по-видимому, нечасто. Более обычен в Гурьевской и Уральской областях.

Crataegus pinnatifida Bunge s. l. Волгоградская обл., окрестности Советского р-на г. Волгограда, одичалое в одной из балок, 10 XI 1996, Е. Мавродиев (MW). Новый вид для флоры региона.

Potentilla intermedia L. × *P. canescens* Bess. Волгоградская обл., Центральный р-н г. Волгограда, близ ж.-д. вокзала, в массе, 5 XI 1996, Е. Мавродиев, опр. Р. В. Каменлин (MW). Новинка для Волгоградской обл. Гибриды лапчаток требуют специального исследования, в том числе в отношении их распространения.

Medicago lupulina L. f. *perennis* Grossh. Волгоградская обл., Светлоярский р-н, ж.-д. насыпь в окрестностях пос. Соляной, 8 VII 1997, Е. Мавродиев (MW). В отличие от типичных однолетних растений *M. lupulina* это несомненный поликарпик с ди- и трициклическими побегами. Форма ранее была известна лишь из ряда районов Кавказа (MW).

Astragalus ammodendron Bunge. Гурьевская обл., Новобогатинский р-н, в 1 км на восток от пос. Кошалак, глинистый бугор, 11 IX 1957, Швыряева (MW). Сбор подтверждает старые данные К. Клауса (LE) и С. И. Гремяченского (MW) и о произрастании астрагала в Северном Прикаспии.

Euphorbia caesia Kar. et Kir. Центральный р-н г. Волгограда, в трещинах асфальта близ одной из строек, 25 IX 1996, Е. Мавродиев (MW). Редкий аборигенный вид, заслуживающий дальнейших наблюдений.

E. inderiensis Less. ex Kar. et Kir. Единственный образец этого характерного для аридных районов Азии молочая обнаружен в заволжских сборах С. И. Гремяченского без привязки к населенному пункту (MW). Мы имели возможность сравнить найденные образцы Гремяченского с синтипом данного названия (MW) и убедились в их тождественности. Нам не известны другие сборы *E. inderiensis* из нашего региона, однако здесь было бы уместно привести ближайшее к территории Европы местонахождение вида: окрестности озера Индер, Лессинг (LE). В «Иллюстрированном определителе растений Казахстана» (1972) вид ошибочно приводится для всей территории республики.

Goniolimon graminifolium (Ait.) Boiss. Волгоградская обл., правый берег р. Волги, окрестности с. Воронино, на песке, 20 VI 1971, № 6353, С. Иконников, Н. Литвинова, В. Гладкова, опр. А. Хааре (LE); Волгоградская обл., Дубровский р-н, между с. Полунино и с. Горный Балыклей, балка Березовая, 27 V 1981, Н. Белянина и А. Маценко, опр. В. Макаров (LE, МНА). В нашем регионе — один из самых редких видов, восточная граница ареала которого, по-видимому, проходит по Нижнему Поволжью. Кроме этих сборов существует также старый образец с пометкой «ad Saratow», приведенный во всех выпусках «Флоры средней полосы...», начиная с 6-го издания (Маевский, 1933, 1964). Учитывая неопределенность точки сбора и отсутствие других данных по произрастанию *G. graminifolium* на территории Саратовской обл., мы считаем необходимым не включать вид в состав средневолжской флоры.

Limonium cretaceum Tscherskassowa. [Оренбургская обл., Орский р-н, склон холма в 2 км к востоку от ст. Халилово, 21 VIII 1932, № 27509, Л. Скворцова, опр. А. Сухоруков, определение подтверждено Г. Черкасова (MOSP). Новинка для флоры Европы в целом. Этот кермек, приуроченный к меловым выходам, до настоящего времени считался локальным эндемиком, распространение которого ограничивалось несколькими левобережными районами Уральской и западной частью Актюбинской областей (Черкасова, 1970). Обнаружение *L. cretaceum* в Оренбургской обл. позволяет высказать предположение о более широком его ареале, границы которого до сих пор не могут быть точно определены вследствие крайне слабой изученности южно-степных и полупустынных регионов Северо-Западного Казахстана и прилегающих районов. Возможно обнаружение вида на правобережье Уральской обл.

Phlomis hybrida (Zelen). R. Kam. et Machmedov. До последнего времени вид считался эндемиком Крыма и западной части Предкавказья. Мы обнаружили в гербарных пачках с *P. tuberosa* несколько образцов *P. hybrida* из Волгоградской, Оренбургской и Уральской областей: Западно-Казахстанская [Уральская] обл., станция Джаныбек, западина с мелкоцветными почвами, 22 VI 1935, Швыряева (MW); Оренбургская обл., Кваркенский р-н, в 3 км от пос. Бриена, 14 VI 1930, К. Афанасьев (LE); Волгоградская обл., Палласовский р-н, ж.-д. разъезд Ингеловский (в 16 км севернее ж.-д. ст. Эльтон), полупустыня, 13 VI 1993, Г. Клинова, В. Сагалаев (МНА); Вологодская обл., г. Камышин, западина в степи близ селекционной станции, 2 VII 1952, А. Былова (MOSP); Волгоградская обл., Камышинский р-н, долина р. Щербаковки между селами Щербаковка и Щербатовка, 30 V 1981, Н. Белянина (МНА). Таким образом, вид имеет значительно больший, чем было принято ранее

считать, ареал. В нашем регионе проходит северная граница его области распространения.

Achillea × *submicrantha* Tzvel. (*A. micrantha* Willd. × *A. setacea* Waldst. et Kit.). При просмотре фондов MW нами были обнаружены образцы *A. × submicrantha*, собранные значительно севернее locus classicus — Сарепты: Волгоградская обл., Камышинский р-н, близ г. Камышина, поляна среди соснового насаждения, 11 VI 1949, А. Патова; [Волгоградская обл., Камышинский р-н], песчано-ковыльная степь в 30 км к югу от г. Камышина, 25 V 1949, П. Жудова (MW); [Волгоградская обл., Камышинский р-н], опушка байрачного дубового леса в 28 км к югу от г. Камышина, 7 VI 1949, П. Жудова (MW). По нашим наблюдениям, вид обычен в Астраханской обл.

Artemisia tanacetifolia L. Башкирия, Абзелиловский р-н, в 0.5 км на юго-восток от д. Халилово, долина р. Большой Кизил, заболоченная низина, 25 VI 1958, Гармаш, опр. А. Сухоруков (MW); Оренбургская обл., Орский р-н, балка Бауздау, совхоз им. Горького, 5 IX 1932, И. Спрыгин, опр. Л. Дорохина (MOSP). Самые юго-западные точки естественного ареала вида, охватывающего в целом бореальные районы Азии. На юго-востоке Европы ранее не отмечался.

Centaurea dubjanskyi Iljin. Волгоградская обл., Фроловский р-н, Арчединское лесничество, «Березняки», 2 уч[асток], на можжевельниковых буграх, 5 VIII 1961, Михайлова, Богданова, опр. Е. Мавродиёв (MW); Арчединский лесхоз, бугристые пески, 1 VII 1968, Воронков (MW). Наиболее южные точки этого среднерусского эндемика. Новый вид для флоры области и региона в целом.

Авторы благодарят Ю. Е. Алексеева, И. А. Губанова, Р. В. Камелина и А. П. Меликяна за полезное обсуждение результатов статьи и И. М. Калининченку за ценные советы в техническом оформлении.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Ю. Е. *Chenopodiaceae* // Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1988. Т. 1. С. 235—256.
- Березуцкий М. А. Новые и редкие виды флоры Саратовской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 6. С. 58—59.
- Димо Н. А., Келлер Б. А. В области полупустыни. Саратов, 1908. 215 с.
- Иванов В. В. Определитель растений Северного Прикаспия. Маревые и лилейные. Л., 1989. 96 с.
- Иллюстрированный определитель растений Казахстана. Т. 2 / Под ред. В. П. Голоскокова. Алма-Ата, 1972. 572 с.
- Ильин М. М. Семейство *Chenopodiaceae* // Флора юго-востока европейской части СССР. Л., 1930. Т. 4. С. 123—239.
- Клаус К. Флоры местные приволжских стран. СПб., 1852. 312 с.
- Конспект флоры Саратовской области. Саратов, 1979. Ч. 2. 88 с.
- Леонова Т. Г. Семейство *Typhaceae* // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 326—330.
- Маевский П. Ф. Флора Средней России. 6-е изд., испр. и доп. / Под ред. Б. А. Федченко. М.; Л., 1933. 748 с.
- Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд., испр. и доп. / Под ред. Б. К. Шишкина. Л., 1964. 880 с.
- Медведева Н. А. Род лебеда (*Atriplex* L.s.l.) во флоре европейской части СССР и Кавказа: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1991. 131 с.
- Медведева Н. А. Род *Atriplex* // Флора Восточной Европы. Т. 9 / Под ред. Н. Н. Цвелева. СПб., 1996. С. 44—54.
- Никольская Н. И. Виды рода *Kalidium* Moq., их распространение и роль в растительных сообществах // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 3. С. 299—312.
- Сухоруков А. П. Виды рода *Atriplex* L. (*Chenopodiaceae*) в средней полосе европейской части России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 3. С. 54—58.
- Сухоруков А. П. Маревые Средней России. М., 1999. 35 с.
- Федченко О. А., Федченко Б. А. Материалы для флоры Уфимской губернии. СПб., 1894. 437 с.

- Флора Саратовской области. Ч. 3 / Под ред. А. А. Чигуряевой. Саратов, 1987. 108 с.
- Цвелев Н. Н. Род *Suaeda* // Флора Восточной Европы. Т. 9 / Под ред. Н. Н. Цвелева. СПб., 1996. С. 92—98.
- Черкасова Г. И. Новый вид кермека с меловых выходов Западного Казахстана // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75. Вып. 4. С. 100—103.
- Aellen P. Die *Atriplex*-Arten des Orients // Bot. Jahrb. 1939. Bd 70. N 1. S. 1—65.
- Becker A. Verzeichnis der um Sarepta wildwachsenden Pflanzen // Bull. Soc. Nat. Mosc. 1858. Bd 31. N 1. S. 1—85.
- Feder J. Bemerkenswerte Pflanzenfunde ander Bahn zwischen Bremen-Vegesack und Nienburg/Weser // Abh. Naturw. Verein Bremen. 1998. Bd 44. N 1. S. 161—183.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова
E-mail: suchor@3.hiplants.bio.msu.ru

Получено 20 IV 1999

SUMMARY

Data on 28 species were received. *Typha laxmannii* var. *getica*, *Atriplex laevis*, *Noaea mucronata*, *Crataegus pinnatifida*, *Medicago lupulina* f. *perennis*, *Limonium cretaceum*, *Phlomis hybrida*, *Artemisia tanacetifolia*, *Centaurea dubjanskyi* were indicated in the flora of south-eastern Europe for the first time. Besides, *Kalidium caspicum* appeared to be new for the flora of Astrachan region; *Potentilla intermedia* × *P. canescens* for Volgograd region; *Atriplex oblongifolia*, *Salsola laricina*, *Anabasis salsa* for Baschkiria; *Suaeda microphylla* — in Kalmykia; *Petrosimonia brachyphylla* for Orenburg region.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 0.5 : 58

К ВЫХОДУ В СВЕТ ПЕРВОГО НОМЕРА СИБИРСКОГО
БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА «KRYLOVIA»O. V. REBRISTAYA. ON THE PUBLICATION OF THE FIRST ISSUE OF «KRYLOVIA»,
A NEW SIBERIAN BOTANICAL JOURNAL

Вышел в свет первый номер сибирского ботанического журнала «Krylovia», выпускаемый ботаниками Томского государственного университета (ТГУ) и Томским отделением Русского ботанического общества. Появление журнала давно ожидалось, о необходимости такого издания высказывались пожелания на многих конференциях и совещаниях. Нужны были инициаторы, и они нашлись в лице сотрудников кафедры ботаники ТГУ. В редколлегии журнала — ведущие исследователи растительного покрова Сибири, работающие в сибирских ботанических центрах: И. М. Красноборов, А. Н. Куприянов, Л. И. Малышев, Е. Д. Лапшина, Б. Б. Намзалов, Е. П. Прокопьев, В. П. Седельников, а также Р. В. Камелин, В. Б. Куваев, Б. А. Юрцев. Главный редактор журнала — А. С. Ревушкин, секретарь редакции — А. И. Пяк.

Удивительное чувство — в наше трудное время держать в руках произведение полиграфического искусства: журнал издан на прекрасной меловой бумаге, красиво оформлен. Он отличается большим, чем мы привыкли, размером: 60 × 80 1/8, что эффектно выглядит и предполагает чтение в кабинетной обстановке, не на ходу. Текст набран 2 колонками и сопровождается графиками, таблицами и черно-белыми фотографиями. Этот ботанический журнал отличается безукоризненной формой. Под стать форме и его содержание.

В первом номере опубликовано 15 статей, разнообразных по своей тематике. Выделяется группа статей, посвященная жизненным формам растений, их жизненной стратегии. Это статья В. А. Недолужко о возможных путях эволюции древесных форм, статья М. П. Тищенко о ценотической стратегии жизни рябины сибирской, теоретическая проблемная статья С. Н. Кирпотина об использовании принципов теории симметрии для выделения жизненных форм. Большой интерес вызывает ряд статей о различных аспектах существования степных сообществ — статьи А. В. Положий с соавт. об эндемиках островных степей, А. И. Пяка и П. С. Бородавко о реликтовых элементах флоры (с привлечением данных по плейстоценовой и голоценовой истории), Б. Б. Намзалова об уникальных находках степных сообществ на юге Западно-Сибирской равнины, Х. Буян-Оршиха о формации *Chenopodium frutescens* в Северо-Западной Монголии. Итоги изучения растительного покрова поймы р. Иртыша подводит Е. П. Прокопьев. Нетрадиционный подход к эколого-географическому анализу видов сибирского высокотравья дан в статье Н. Н. Лашинского мл. Раздел, посвященный систематике отдельных групп видов и флорам, представлен статьями Р. А. Балдаевой и С. А. Холбоевой о роде *Festuca* во флоре Тункинской долины, О. А. Мочаловой о находках *Isoetes asiatica* на юге Магаданской обл., а также статьей К. С. Байкова, рассматривающего систематику рода *Euphorbia* и анализирующего классификационные системы рода от Линнея до Ледебера. Здесь же О. В. Ребристой опубликованы флористические материалы о п-ове Ямал, не вошедшие во «Флору Сибири» и представляющие новые данные для этой обширной территории. Нашло место в журнале и изучение антропогенного воздействия на растительный

покров — статья Е. Д. Лапшиной и В. Блойдена посвящена типам нарушения и естественному восстановлению олиготрофных болот на нефтяных месторождениях Томской обл. Есть в журнале разделы «История ботаники» (статья Л. И. Малышева касается истоков ботанических исследований в Сибири), «Хроника», «Потери науки» (памяти профессора Надежды Николаевны Карташовой).

В дальнейшем в журнале предполагается публиковать статьи по теоретическим вопросам ботаники, результатам исследования растительного покрова Сибири, в том числе по флоре и систематике, геоботанике, растительным ресурсам, охране растительных объектов и т. д. Журнал объемом около 15 печатных листов будет выходить ежегодными томами по 4 номера в год. Редакция журнала «Krylovia» принимает статьи на русском языке с аннотацией на английском объеме не более 12 стр. с одинарным межстрочным интервалом. Контактный адрес редакции: 634050 Томск, пр. Ленина, 36. Томский государственный университет, Биолого-почвенный факультет. E-mail: sbj@ecos.tsu.ru или sbj@flora.tsu.tomsk.su. В № 1 опубликованы правила для авторов и приглашение принять участие в работе журнала.

Появление новых ботанических центров в Барнауле, Кемерово, Красноярске, Улан-Удэ и других сибирских городах наряду с Иркутском, Новосибирском, Томском привело к активизации ботанических исследований. Чем быстрее научные результаты будут доведены до научной общественности, тем выше, надеюсь, будет прогресс в изучении растительного покрова нашей необъятной Сибири.

© О. В. Ребристая

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 9 VI 1999

УДК 019.941 : 002.01 : 581.526.534 (569.4)

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 3

Vegetation of Israel. I. Desert and coastal vegetation / Ed. by A. Danin and G. Orshan. Leiden, 1999. 347 p. (Растительность Израиля. I. Пустыни и приморская растительность / Под ред. А. Данина и Г. Оршана. Лейден, 1999. 347 с.)

B. M. MIRKIN, L. M. ABRAMOVA. (A REVIEW). VEGETATION OF ISRAEL. I. DESERT AND COASTAL VEGETATION. ED. BY A. DANIN. 1999

Авторами книги являются А. Danin (все главы), А. И. Соломещ (соавтор глав 5 и 6), Г. Orshan (соавтор раздела о фитосоциологических исследованиях в главе 1).

Как отмечается в кратком «Введении», задачей монографии была характеристика растительности страны в соответствии с общими установками направления Браун-Бланке и присвоение выделенным синтаксонам названий в соответствии с «Кодексом фитосоциологической номенклатуры».

В главе 1 («История ботанических исследований в Израиле») авторы анализируют ботаническое содержание Библии и устанавливают современные названия упоминаемым в ней растениям — *Thymelaea hirsuta*, *Cedrus libani*, *Majorana syriaca*, *Retama raetam*.

Дана краткая характеристика исследований прошлого столетия (работы G. Schumacher, A. Aaransohn), первой половины нашего столетия (A. Eig, G. Orshan, M. Zohary) и результатов более поздних фитосоциологических исследований (G. Orshan, A. Danin). Специально рассмотрены фитогеографические исследования (A. Danin).

Глава 2 («Окружающая среда») включила компактную характеристику климата, рельефа и геологического строения страны. Приводятся наглядные карты пространственных изменений разных параметров окружающей среды.

В главе 3 («Флора») приведена система из 7 географических элементов (средиземноморский, ирано-туранский, сахаро-аравийский и т. д.). В специальную группу выделены заносные (американские, австралийские и южно-американские виды). Приводятся информативные карты фитогеографического районирования, где ботанико-географическая структура каждого района показана в форме круговых диаграмм.

Глава 4 («Главные типы растительности Израиля») содержит общую характеристику растительности гумидной части страны (лесов и редколесий), ее аридных территорий (степи и пустыни), а также трагакантовых сообществ, растительности приморских дюн, оазисов, сообществ водных макрофитов, соленых маршей, синантропной растительности (с подразделением ее по 5 грациям синантропизации — от абсолютно естественной до «облигатно-синантропной»).

В главе 5 («Методы») авторы сообщают, что следовали подходам Ж. Браун-Бланке и приводят систему из 20 «фитосоциологических категорий» (виды кустарниковых степей с осадками 70—250 мм, виды остепненных кустарниковых сообществ с осадками 250—350 мм, виды термофильных заболоченных территорий — ветландов и оазисов, нитрофильные виды и т. д.). Эта видовая классификация интересна и полезна, но, увы, группы не получили синтаксономической интерпретации.

Авторы подчеркивают, что строят свою систему в соответствии с континуальным видением природы растительности и при отказе от ортодоксального варианта синтаксономии с использованием характерных видов как основы диагноза. Для выделения синтаксонов использована менее строгая категория «диагностические виды». Один вид при этом используется для диагноза нескольких синтаксонов одного или разных рангов.

Глава 6 («Обзор растительности и условий среды ассоциаций») занимает большую часть книги (282 стр.). Авторы подчеркивают, что построенная ими синтаксономия опирается на исследования, выполненные ранее: Eig, 1927, 1946 и др.; Zohary, 1952, 1973 и др.; Danin, Orshan, Zohary, 1964, 1975.¹

В этом варианте синтаксономии большинство единиц (4 класса, 7 порядков, 19 союзов и 108 ассоциаций) либо впервые выделены авторами, либо впервые валидно опубликованы.

Всем синтаксонам присвоен буквенный код, что весьма удобно. К примеру, ассоциация *Calicotomo villosi* – *Sarcopoterietum spinosi* Danin et Solomeshch ass. nov. кодируется как ВВС01 (первая буква — класс, вторая — порядок, третья — союз, цифра — ассоциация).

Характеристика дана по преимуществу на уровне ассоциации, хотя для высших единиц приводятся краткий фитосоциологический диагноз (состав диагностических видов, номенклатурный тип) и экологическая характеристика (условия местообитания, география). Для классов или порядков приводятся синоптические таблицы.

Для каждой ассоциации приведены характеризующая таблица (число описаний от 7 до 27), карта распространения, диаграмма фитогеографической структуры и таблица «спектров ассоциации», в которой для ценофлор ассоциации показано соотношение эфемеров и постоянных видов. Текстовая характеристика ассоциации предельно краткая (не более 10 строк), включает список диагностических видов, экологическую характеристику, динамику сообществ и необходимые меры охраны.

Книга завершается предметным указателем, таблицей характеристики видов (хортип, жизненная форма по Раункиеру, жизненный цикл, эколого-фитоценотическая приуроченность, отношение к влиянию человека) и списком синонимов для наиболее важных видов. К сожалению, в таблице отсутствуют данные фитосоциологической оценки видов, что достаточно досадно, так как это наиболее интересная и информативная характеристика биологии и экологии видов.

Общая оценка книги — самая положительная. Разработана синтаксономия пустынь и сообществ средиземноморского побережья для региона с высоким бета-разнообразием (т. е. разнообразием сообществ). Это послужит стимулом разработки

¹ Работы, цитируемые авторами монографии, в библиографию к рецензии не включены.

синтаксономии для всего Северо-Африканского региона. Полагаем, что в ближайшее время увидят свет и другие части этой серии. Заслуживает внимания четко найденная форма изложения материала, которая позволила вместить в сравнительно небольшую книгу очень много информации.

© Б. М. Миркин, Л. М. Абрамова

Башкирский госуниверситет
Уфа

Получено 22 VI 1999

ХРОНИКА

УДК 061.3 (100) : 58 «1999» : 582.232/275

АЛЬГОЛОГИЯ НА XVI МЕЖДУНАРОДНОМ
БОТАНИЧЕСКОМ КОНГРЕССЕ

K. L. VINOGRADOVA. ALGOLOGY AT THE XVI INTERNATIONAL BOTANICAL CONGRESS

XVI Международный ботанический конгресс состоялся в г. Сент Луисе, США, в августе 1999 г., через 6 лет после Токийского. Это было грандиозное и представительное собрание мировой ботанической общественности, которое так или иначе в качестве непосредственных участников и авторов опубликованных тезисов охватило более 8500 специалистов. На реализацию обширной научной программы Конгресса было отведено 6 дней, со 2 по 7 августа. Благодаря четкой организации за эти дни удалось провести 16 пленарных заседаний, на которых были прочитаны лекции по наиболее общим ботаническим проблемам, интересным для всех ботаников, 219 симпозиумов по более узкой тематике, каждый из которых включал 7 докладов, и несколько постерных сессий. Всего было сделано более 1500 устных и более 2500 стендовых докладов. Главной идеей Конгресса, проходившего в преддверии нового тысячелетия, было осознание все возрастающей роли ботаники в жизни общества, ее места в изучении биоразнообразия, сохранении растительного мира планеты, ботаническом образовании общества.

В общем разнообразии представленных дисциплин, направлений, объектов ботаники и микологии вопросам альгологии и водорослям как объекту исследования были посвящены 8 симпозиумов (3.6 % от общего числа научных заседаний), на которых был прочитан 51 доклад (3.2 %), и 132 стендовых доклада (5 %), представленных 440 авторами (5 %). Иными словами, доля альгологии в общем потоке ботанической информации на этот раз была несколько больше, чем на Токийском конгрессе. Подавляющее число альгологов — непосредственных участников Конгресса составили специалисты из США, которые представили столько же докладов, сколько все остальные страны, вместе взятые. Поскольку их преобладание ощущалось и на предыдущем конгрессе, это объясняется не только местом проведения Конгресса, но также тем, что в настоящее время альгология наиболее активно (по количеству специалистов и методическому уровню) разрабатывается именно в США. Из других стран по количеству участников можно выделить Японию, Канаду, Германию. Европейские страны в целом заполнили пятую часть программы, участие российских альгологов ограничилось 2 стендовыми докладами.

Основная альгологическая тематика Конгресса — систематика, классификация и филогения различных групп водорослей. Экологической тематике специально было посвящено 2 симпозиума из 8. Программа основных симпозиумов строилась по объектам, на которых было сосредоточено внимание, оказались коккоидные зеленые водоросли, *Volvocales*, *Chrysophyta*, *Phaeophyta*, *Rhodophyta*. Кроме того, на симпозиуме по филогении зеленых растений наряду с высшими растениями обсуждались и зеленые водоросли.

Естественно, программа Конгресса не могла полностью охватить все направления, проблемы и объекты современной междисциплинарной альгологии, поэтому были выбраны вопросы и группы, которые в настоящее время вызывают серьезный интерес специалистов и позволяют продемонстрировать достижения новых методических и

методологических подходов. Если на Токийском конгрессе внедрение ультраструктурных, молекулярных и генетических методов в систематику и филогению водорослей ощущалось как тенденция, то XVI МБК показал, что эти методы уже завоевывают ведущее положение. Свидетельства о техническом прогрессе науки, они позволяют проникнуть на ранее недоступные уровни организации и получить новую интересную информацию. Вместе с тем не могут не настораживать абсолютизация значения данных молекулярного анализа, нередко безоговорочное предпочтение, которое отдается новым методам перед традиционными, в частности морфологическими, методами, легкость, с которой новая информация зачастую используется для филогенетических умозаключений и таксономических перестроек.

Стеновые доклады отличались от устных более пестрой и более частной тематикой.

На симпозиуме «*Convergent evolution and the systematics of coccooid algae*» (организаторы **E. Hegewald, L. A. Lewis**) были представлены новые взгляды на систематику и филогению коккоидных зеленых водорослей, полученные с применением молекулярных и генетических методов, преимущество которых подчеркивалось во всех сделанных докладах. О полифилетическом происхождении коккоидной жизненной формы, которая считается характерной для классов *Trebouxiophyceae*, *Chlorophyceae* и более редкой у *Ulvophyceae* и празиофитовых, о близком родстве коккоидных форм с нитчатыми зелеными, о том, что потеря жгутиковой стадии могла происходить независимо в отдаленных эволюционных линиях, говорилось в обзорном докладе **T. Friedl** (Германия). Подчеркивалось значение генетических методов для лучшего понимания взаимоотношений в роде *Scenedesmus* и для новой трактовки всего семейства (**E. Hegewald**, Германия). По результатам сопоставления биохимических, физиологических, ультраструктурных и молекулярных данных пересмотрен объем рода *Chlorella*, в котором оставлено всего 4 вида, остальные отнесены к различным таксонам в классах *Trebouxiophyceae* и *Chlorophyceae* (**V. A. R. Yuss, E. Kessler**, Германия). В докладе **H. Takeda** (Япония) представлены результаты хемотаксономического изучения рода *Chlorella*, в частности, показано, что состав сахаров в клеточных стенках является видоспецифичным и что построенная на этой основе система рода находится в соответствии с данными генетического анализа. С использованием сравнительного 18S rRNA генного анализа идентифицированы ранее неопределимые пикопланктонные коккоидные зеленые водоросли (**L. Krienetz, D. Hepperle**, Германия). По ультраструктурным и генетическим показателям интерпретируются филогенетические отношения 7 видов одноклеточных зеленых водорослей из класса *Ulvophyceae*, которые образуют 3 монофилетические группы: 1) *Ignatius tetrasporus* и *Pseudocharacium americanum*; 2) *Chlorosarcinopsis halophila* и *Chlorella salina*; 3) *Helicodictyon planktonicum*, *Chlorella stigmatophora* и *C. capsulata* (**S. Watanabe, M. Takano**, США).

На симпозиуме «*Volvocales. Gateway to physiological and evolutionary analysis of development*» (организаторы **A. W. Coleman, L. Jaenicke, D. Kirk**) также в основном звучали доклады генетической направленности. В открывающем симпозиум докладе подвергнуто сомнению значение морфологических признаков в решении вопросов филогении у *Volvocales*, на основе сравнительного генетического анализа утверждается полифилия семейства *Volvocaceae* и выделяются в его пределах 3 эволюционные ветви (**A. W. Coleman**, США). В контексте реакции фотосинтезирующих организмов на дефицит питательных веществ обсуждались результаты изучения акклимации *Chlamydomonas* к дефициту фосфора, полученные на основе анализа мутантов с аномальной реакцией (**D. Wykoff, A. Grossman, H. Usuda, D. Weeks, K. Shimogawara**, Япония, США). На основе мутационного анализа рассмотрены механизмы дифференциации клеток на соматические и репродуктивные у вольвоксовых в эволюционном аспекте (**D. Kirk**, США). В докладе **H. Nozaki** (Япония) рассматривались особенности полового размножения изогамных, анизогамных и оогамных колониальных вольвоксовых в эволюционном аспекте по результатам кладистичес-

кого анализа морфологических и молекулярных данных. Остальные 2 доклада были посвящены генетике *Chlamydomonas*.

На симпозиуме «*New paradigms in Chrysophyte biology*» (организаторы J. L. Wee, H. R. Preisig) в большинстве докладов обсуждались вопросы систематики группы. В обзоре истории систематики хризофитовых (H. R. Preisig, Швейцария) акцент был сделан на том, что новые электронномикроскопические, биохимические (пигментные), молекулярные исследования оказались революционными, поскольку показали, что *Chrysophyceae* s. l. не является естественной группой и включает в себя множество не связанных между собой таксонов. Тот же взгляд на гетерогенность хризофитовых и их полифилетическое происхождение высказал I. Inoué (Япония), подтвердив выделение ряда групп из *Chrysophyceae* s. l. как на уровне филума (*Haptophyta*), так и на уровне класса (*Sinurophyceae*, *Dictyochophyceae*, *Pelagophyceae*, *Phaeothamniophyceae*). С помощью новейших методов (ITS/5.8S DNA sequences) и сопоставления полученных данных с данными по морфологии и развитию чешуек обсуждались филогенетические отношения хризофитовых на видовом уровне. Род *Synura* рассматривался как полифилетическая группа, *Mallomonas* — как монофилетическая (J. Wee, США). Интересно прозвучало сообщение P. A. Siver (США) об использовании остатков хризофитовых в поверхностных отложениях озер в качестве индикаторов изменения кислотности, электропроводности и трофности вод во времени. При общей тенденции к повышению pH и трофности озер значительных изменений в химии вод не происходит, если не менее 80 % водораздела остается под лесом.

Симпозиум «*Brown algae phylogeny: morphological and molecular insights*» (организаторы N. Phillips, A. F. Peters) целиком был посвящен вопросам классификации и эволюции. Открылся симпозиум докладом M. Clayton (Австралия), в котором критически оценивались классические подходы к филогении и классификации бурых водорослей и подчеркивалось значение молекулярных методов для определения таксономических признаков и выяснения филогенетических отношений. Развивая эту мысль, B. de Reviere и F. Rousseau (Франция) информировали о попытке построения полной филогенетической схемы бурых водорослей на основе молекулярных данных (combined partial LSU and SSU rDNA sequence data). Полученные данные позволили авторам говорить о необходимости пересмотра порядка *Ectocarpales*, о полифилии *Laminariales*, о создании порядка *Scytothamniales*, о включении в *Fucales* родов *Notheia* и *Durvillaea*, о полифилии *Tilopteridales* и монофилии группы порядков *Syringodermatales*, *Sphacelariales*, *Dictyotales*. Изучение филогенетических связей в семействах *Alariaceae*, *Laminariaceae*, *Lessoniaceae* показало, что 47 изученных (nuclear rDNA ITS and RuBisCo spacer sequences) видов ламинариевых образуют единую филогенетическую ветвь, в которой выделяются 8 групп, при этом каждое из семейств не является монофилетическим. Тем самым делается вывод о том, что все роды порядка ламинариевых могут быть помещены в одно семейство с соответствующими выделенным группам трибами (S. M. Boo, H. S. Yoon, J. Y. Lee, Корея). На основе все тех же молекулярных методов порядки *Ectocarpales*, *Chordariales*, *Dictyosiphonales*, *Scytosiphonales* рассматриваются как единая эволюционная ветвь (*Ectocarpales* s. l.) и утверждается, что морфология и цикл развития не коррелируют с филогенией в отличие от молекулярных особенностей системы хлоропласт—пиреноид (B. L. Siemer, Дания). Та же мысль о большей, чем морфология и цикл развития, филогенетической информативности цитологических признаков высказывается в докладе A. F. Peters (Германия). Данные молекулярного анализа всех 6 родов *Fucaceae*, представленные в докладе E. A. Serrao (Португалия), показали монофилетическую природу семейства, несмотря на высокую степень дивергенции между родами северного полушария и единственным родом южного полушария. N. Phillips, C. Smith, C. Morden (США) в результате молекулярного анализа поставили под сомнение самостоятельность семейств *Sargassaceae* и *Cystoseiraceae*.

На симпозиуме «*Phylogeny of green plants*» (организаторы M. Buchheim, P. Kenrick) несколько обзорных и дискуссионных докладов были посвящены зеленым водорослям, в которых особое место уделялось филогении таких групп, как *Chlorop-*

hyceae, Charophyceae (группе, наиболее близкой к растениям суши), Ulvophyceae, Trebouxiophyceae.

Новые взгляды на филогению красных водорослей высказывались на симпозиуме «Phylogeny of the red algae (Rhodophyta)» (организаторы М. Н. Hommersand, С. А. Maggs, G. W. Saunders). По результатам молекулярного анализа (amino acid sequences of conserved nuclear and mitochondrial protein-coding genes) показано, что *Bangiophycidae* — парафилетическая группа, при этом место ряда просто организованных бангиевых (*Dixoniella*, *Glaucosphaera*) — в основании подкласса флоридеевых (С. А. Maggs, L. Melvor, M. Stanhope, Англия). В докладе С. Pueschel (США) обсуждались значимые для систематики красных водорослей ультраструктурные признаки, в частности тонкое строение пробок поровых соединений (pit plugs). Представлена кладистическая система флоридеевых на уровне порядков по результатам изучения (SSU sequences) 300 видов с критическим обсуждением ее соответствия традиционным концепциям (G. W. Saunders, Канада). Той же идее пересмотра системы *Rhodophyta* на основе молекулярного анализа 600 видов и анализа «естественности» традиционных и новейших систем был посвящен доклад F. S. M. Hommersand, W. Freshwater (США). Из полученных авторами результатов следует, что семейства в понимании Н. Kylin (1956) в большинстве своем являются монофилетическими, хотя филогенетические отношения между семействами и порядками в ряде случаев не подтверждаются. Сопоставление содержания галактанов у ряда красных водорослей с филогенией, построенной на молекулярном анализе, позволило утверждать, что образование галактанов типа агара является анцестральным признаком и что водоросли, содержащие каррагинен, представляют собой монофилетическую группу в пределах порядка *Gigartinales* (A. Chiovitti с соавторами, Австралия). Была сделана интересная попытка увязать данные молекулярного анализа видов и родов красных водорослей с их биогеографией и эволюционной стратегией. Высказано положение о том, что особенности распространения хорошо увязываются с дрейфом континентов, процессами дисперсии и с давлением среды, определяемым прошлыми и современными климатическими границами. Наложение экофизиологических особенностей видов на филогенетические схемы позволяет реконструировать эволюцию этих особенностей (А. М. Breeman, Нидерланды).

Организация специального симпозиума «Tropical macroalgal ecology» (организаторы D. Hanisak, A. Larkum, M. M. Littler, D. S. Littler) была вызвана беспокойством современному состоянию уникальной экосистемы коралловых рифов. Оптимальное состояние коралловых рифов определяется сохранением олиготрофной среды и высокими скоростями кальцификации, за которую в основном ответственны симбиотические и свободно живущие водоросли, отличающиеся богатым разнообразием. Глобальная евтрофикация наряду с другими разрушительными изменениями ведет к сдвигу в биоразнообразии рифов, к замене плотного водорослевого покрова крупными мягкими водорослями и потере способности к кальцификации (W. H. Adey, США). Это положение нашло подтверждение в докладе В. Е. Lapointe (США). Кроме того, на симпозиуме обсуждались вопросы репродуктивной фенологии и связанных с ней годовичных циклов обилия сифоновых зеленых водорослей в тропиках (К. Е. Clifton, США), факторы, влияющие на продукцию и активность флоротаннина у бурых водорослей (M. Targett, T. M. Arnold, США), взаимное влияние водорослеядных животных и содержания питательных веществ на продукцию водорослей коралловых рифов (M. M. Littler, D. S. Littler, США), влияние повышенного содержания питательных веществ на рост, первичную продукцию и урожай водорослей коралловых рифов (T. Larkum, Австралия).

На симпозиуме «Algae as environmental indicators: past, present and future» (организаторы J. A. Hambrook, B. J. F. Biggs) обсуждалось значение палеоэкологических данных в изучении долговременных изменений и прогнозировании состояния экосистем и окружающей среды (J. P. Smol, Канада), были представлены методы и результаты использования диатомовых как индикаторов качества воды в реках на западе США (D. F. Charles, США), даны обзоры методологических подходов, ре-

зультатов и перспектив использования диатомовых в мониторинге европейских рек в свете ряда международных программ (J. Prygiel, Франция; E. Rott, Австрия), обсуждалось влияние токсинов водорослей на «здоровье» водных экосистем (W. W. Carmichael, США).

К Конгрессу были приурочены собрания многочисленных американских и международных профессиональных обществ, ассоциаций, комитетов, книжные выставки. В течение нескольких дней до открытия Конгресса проходила работа Международной ассоциации по ботанической номенклатуре. Членом Постоянного номенклатурного комитета по водорослям, включающего 15 человек, от России была избрана на новый срок К. Л. Виноградова (председатель Комитета — Р. С. Silva, США; секретарь — Р. Compère, Бельгия).

Благодарю директора Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН Л. Ю. Буданцева за предоставленную возможность принять участие в работе Конгресса.

© К. Л. Виноградова

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 24 XI 1999

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2000. Т. 85. № 3)

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Стр.

<i>Centaurea alba</i> subsp. sterilis (Stev.) Mikheev comb. et stat. nov.	120
<i>C. micrantha</i> subsp. kemulariae (Dumb.) Mikheev comb. nov.	118
<i>C. ovina</i> subsp. caprina (Stev.) Mikheev comb. nov.	119
<i>C. ovina</i> subsp. gulissaschwillii (Dumb.) Mikheev comb. nov.	119
<i>C. ovina</i> subsp. hohenackeri (Stev.) Mikheev comb. nov.	119
<i>C. pseudosquarrosa</i> Mikheev nom. nov.	119
<i>C. reflexa</i> subsp. salonitana (Vis.) Mikheev comb. nov.	116
<i>C. reflexa</i> subsp. sosnovskyi (Grossh.) Mikheev comb. nov.	116
<i>C. scabiosa</i> subsp. apiculata (Ledeb.) Mikheev comb. nov.	117
<i>C. scabiosa</i> subsp. pseudoscabiosa (Boiss. et Buhse) Mikheev comb. nov. . .	117
<i>C. scabiosa</i> subsp. pseudoscabiosa var. araratica (Aznav.) Mikheev comb. nov.	117
<i>C. scabiosa</i> subsp. pseudoscabiosa var. glehnii (Trautv.) Mikheev comb. nov.	117
<i>C. scabiosa</i> subsp. pseudoscabiosa var. ossetica (Sosn.) Mikheev comb. nov.	117
<i>C. transcaucasica</i> subsp. alexandri (Bordz.) Mikheev comb. nov.	121
<i>C. transcaucasica</i> subsp. georgica (Klok.) Mikheev comb. nov.	121
<i>Festuca eugenii</i> Kulikov sp. nov.	124

Ископаемые растения — plantae fossiles

<i>Paramyrtaciphyllum</i> Ozerov gen. nov.	111
<i>P. agapovii</i> Ozerov sp. nov.	111

CONTENTS

Page

(BOTANICAL JOURNAL. 2000. VOL. 85. N 3)

Kashin A. S., Zalesnaja S. V., Titovets V. V., Kireev E. A. Speciation potential of the <i>Pilosella</i> (Asteraceae) agamic complex. 2. Natural interspecies hybridization . . .	1
Katenin A. E., Rezvanova G. S. Vegetation of the Kukun Hot Springs thermal locality (Chukchi Peninsula) . . .	14
Zvereva G. K. Ecologo-biological features of plants of Central Tuva steppes . . .	29
COMMUNICATIONS . . .	40
Afonina O. M., Ando H. <i>Hypnum holmenii</i> (Musci, Hypnaceae) in the moss flora of Russia . . .	40
Kuznetsova G. V. Relation of the viability of <i>Pinus sibirica</i> (Pinaceae) pollen to the durations of its storage . . .	46
Nikolaevskaya T. S. Variability of inflorescence morphological patterns in <i>Festuca pratensis</i> (Poaceae) populations . . .	50
Yevdokimova O. A., Zakharchenko N. A., Kumakov V. A. Sequence and coordination of growth of vegetative organs in <i>Triticum aestivum</i> and <i>T. durum</i> (Poaceae) . .	59
Avetisyan V. E., Asatryan M. Ya. Type specimens of taxa of vascular plants kept in the Herbarium of the Department of Higher Plant Systematics and Geography of the Institute of Botany, National Academy of Sciences, Republic of Armenia. 5. <i>Polygonaceae</i> — <i>Ulmaceae</i> . . .	65
Stepanov N. V. On two endemic species of the genus <i>Euphorbia</i> (Euphorbiaceae) from West Sayan . . .	69
Grigorjevskaya A. Ya., Berezhnoy A. V., Dvurechenskiy V. N. Ecological-phytocoenotical features of the south relict complexes of the Middle Russian Highlands . .	76
Smagin V. A. Associations of wooded bogs (class Vaccinietea uliginosi) on the North of European Russia . . .	83
Osipov S. V. The mires of the upper belts of the Bureinskiy highland, the Amur-Uda interfluve (Far East) . . .	94
Volkov I. V., Revushkin A. S. On the study of warm-up regime cushion plants in south-eastern Altai . . .	105
SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA . . .	109
Ozerov I. A. Finding of the leaves of the genus <i>Paramyrtaciphyllum</i> (Myrtaceae) in the Lower Eocene of northern Yakutia . . .	109
Mikheev A. D. Synopsis of the species of the genus <i>Centaurea</i> (Asteraceae) from Caucasus. 2. Subgenera <i>Lopholoma</i> — <i>Tetramophaea</i> . . .	116
Kulikov P. V. A new species of the genus <i>Festuca</i> (Poaceae) from North-Western Caucasus . . .	124
FLORISTIC FINDINGS . . .	128
Averyanov L. V. Rare species of <i>Orchidaceae</i> in the flora of Vietnam. 1.. The genera <i>Acanthephippium</i> — <i>Didimoplexiopsis</i> . . .	128
Mavrodiev E. V., Sukhorukov A. P. Notes of the new, rare and critical taxa in the flora of south-east European Russia . . .	138

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY	144
Rebristaya O. V. On the publication of the first issue of «Krylovia», a new Siberian botanical journal	144
Mirkin B. M., Abramova L. M. (<i>A review</i>). Vegetation of Israel. I. Desert and coastal vegetation. Ed. by A. Danin. 1999	145
CHRONICLE	148
Vinogradova K. L. Algology at the XVI International Botanical Congress	148
INDEX OF NEW PLANT NAMES	153

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2000. Т. 85. № 3)

Кашин А. С., Залесная С. В., Титовец В. В., Киреев Е. А. Потенциал формообразования агамного комплекса <i>Pilosella</i> (Asteraceae). 2. Естественная межвидовая гибридизация	1
Катенин А. Е., Резванова Г. С. Растительность термального урочища Кукуньских горячих ключей (Чукотский полуостров)	14
Зверева Г. К. Эколого-биологические особенности растений степей Центральной Тувы	29
СООБЩЕНИЯ	40
Афонина О. М., Андо Х. <i>Hypnum holmenii</i> (Musci, Hypnaceae) в бриофлоре России	40
Кузнецова Г. В. Зависимость жизнеспособности пыльцы <i>Pinus sibirica</i> (Pinaceae) от сроков ее хранения	46
Николаевская Т. С. Изменчивость морфологических признаков соцветия в популяциях <i>Festuca pratensis</i> (Poaceae)	50
Евдокимова О. А., Захарченко Н. А., Кумаков В. А. Последовательность и сопряженность роста вегетативных органов побега <i>Triticum aestivum</i> и <i>T. durum</i> (Poaceae)	59
Аветисян В. Е., Асатрян М. Я. Типовые образцы таксонов сосудистых растений, хранящиеся в Гербарии отдела систематики и географии высших растений Института ботаники НАН Республики Армения (ERE). 5. <i>Polygonaceae—Urticaceae</i>	65
Степанов Н. В. О двух эндемичных видах <i>Euphorbia</i> (Euphorbiaceae) из Западного Саяна	69
Григорьевская А. Я., Бережной А. В., Двуреченский В. Н. Эколого-фитоценологические особенности реликтовых комплексов юга Среднерусской возвышенности	76
Смагин В. А. Ассоциации лесных болот класса <i>Vaccinieta uliginosi</i> на севере Европейской России	83
Осипов С. В. Болота верхних поясов Буреинского нагорья (Амуро-Удское междуречье, Дальний Восток России)	94
Волков И. В., Ревушкин А. С. К изучению температурного режима подушковидных растений юго-восточного Алтая	105
СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ	109
Озеров И. А. Находка листьев рода <i>Paramyrtaciphyllum</i> (Myrtaceae) в нижнем эоцене северной Якутии	109
Михеев А. Д. Обзор видов рода <i>Centaurea</i> (Asteraceae) флоры Кавказа. 2. Подроды <i>Lopholoma</i> — <i>Tetramorphaea</i>	116
Куликов П. В. Новый вид рода <i>Festuca</i> (Poaceae) с Северо-Западного Кавказа	124
ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ	128
Аверьянов Л. В. Редкие виды <i>Orchidaceae</i> во флоре Вьетнама. 1. Роды <i>Acanthophippium</i> — <i>Didimoplexiosis</i>	128
Мавродиев Е. В., Сухоруков А. П. Заметки о новых, редких и критических таксонах флоры юго-востока Европейской России	138

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ	144
Ребристая О. В. К выходу в свет первого номера сибирского ботанического журнала «Krylovia»	144
Миркин Б. М., Абрамова Л. М. (<i>Рецензия</i>). Растительность Израиля. I. Пустыни и приморская растительность / Под ред. А. Данина. 1999	145
ХРОНИКА	148
Виноградова К. Л. Альгология на XVI Международном ботаническом конгрессе	148
УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ	153

УВАЖАЕМЫЕ АВТОРЫ!

Редакция напоминает, что присылаемые иллюстрации должны отвечать следующим требованиям.

Штриховые рисунки должны быть сделаны черной тушью на кальке или на плотной белой бумаге; все обозначения наносятся только на второй экземпляр, который может быть ксерокопией.

Фотоснимки представляются в 2 экземплярах, они должны быть контрастными, отпечатанными на гладкой (не сатинированной) бумаге с накатом, черно-белые. Обозначения на лицевой стороне фотографии следует делать только на одном экземпляре.

Рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей; все условные обозначения должны быть объяснены в подписи к нему или в тексте. Выделы легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, а содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте.

В подписи к рисунку указывается, что приведено на оси абсцисс и что на оси ординат.

ВНИМАНИЮ АВТОРОВ

В связи с тем что члены РБО пользуются преимущественным правом на публикацию в Ботаническом журнале, напоминаем, что при подаче материала в Ботанический журнал автор публикации должен предъявить свой членский билет с отметкой об уплате членских взносов (к статьям, присылаемым по почте, должно быть приложено сопроводительное письмо с указанием номера билета).

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ!

В статьях после аннотации отдельной строкой следует приводить **КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА** с заголовком «**КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА**», если статья на русском языке, или «**KEY WORDS**», если статья написана на английском языке.

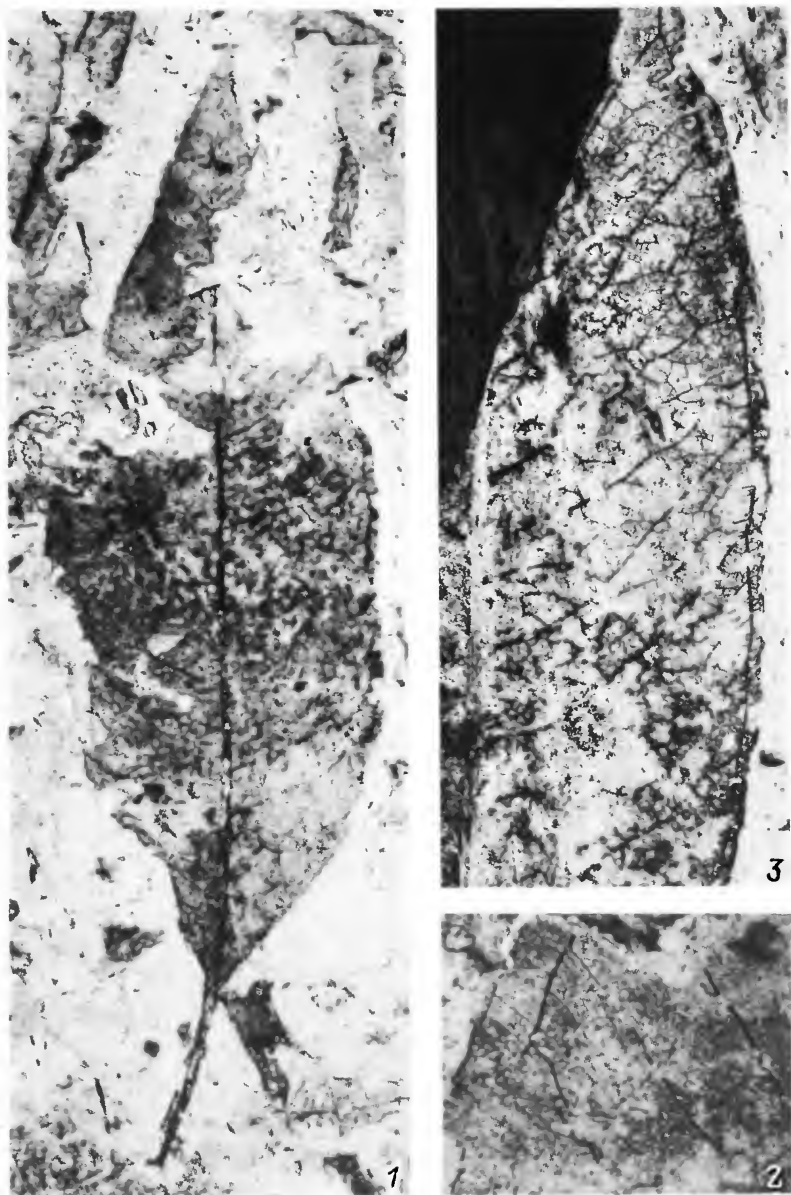


Таблица I. *Paramyrtaciphyllum agapovii*, колл. БИН 959 (р. Кенгдей).

1 — голотип, обр. 246; 2 — его фрагмент, внутренняя и внешняя краевые жилки, $\times 3$; 3 — изотип, обр. 248, $\times 3$.

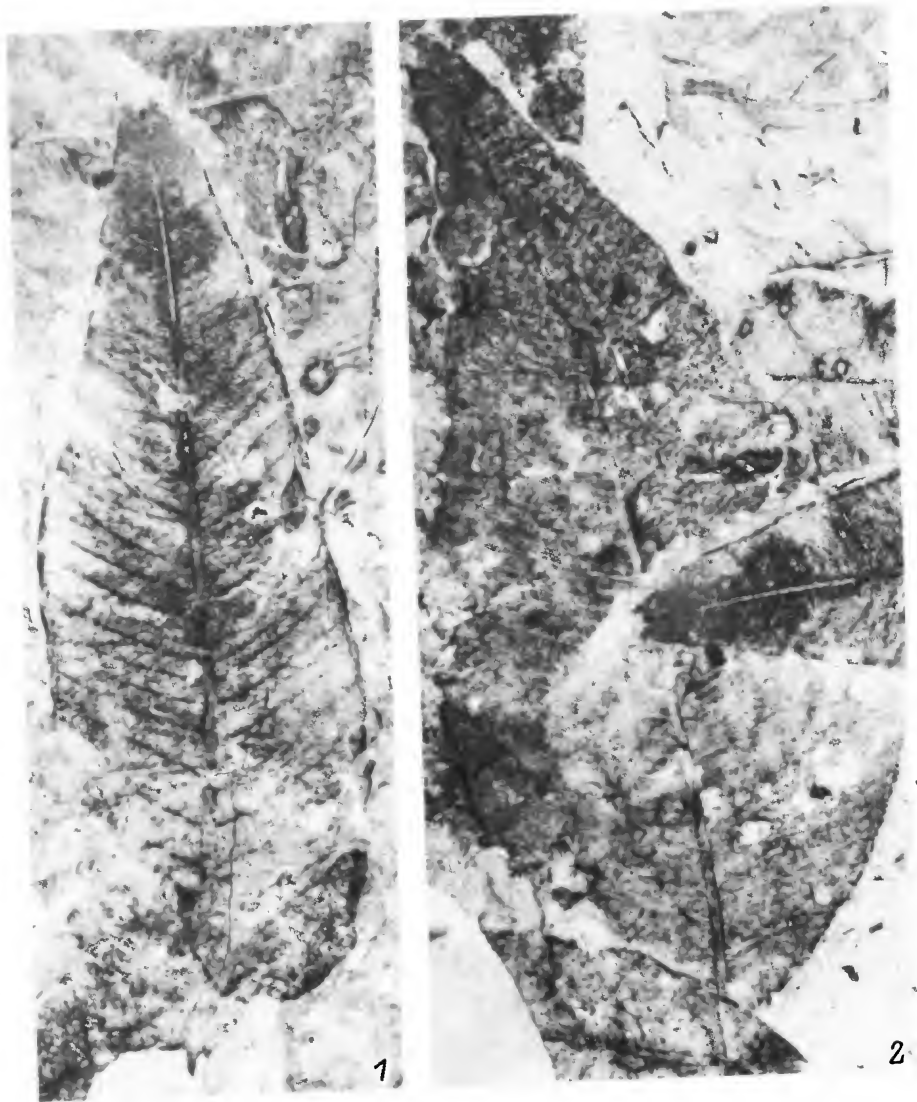


Таблица II. Изотипы *Paramyrtaciphyllum agapovii*, колл. БИН 959 (р. Кенглей).
1 — обр. 247, ланцетный лист; 2 — обр. 247, широколанцетный лист.

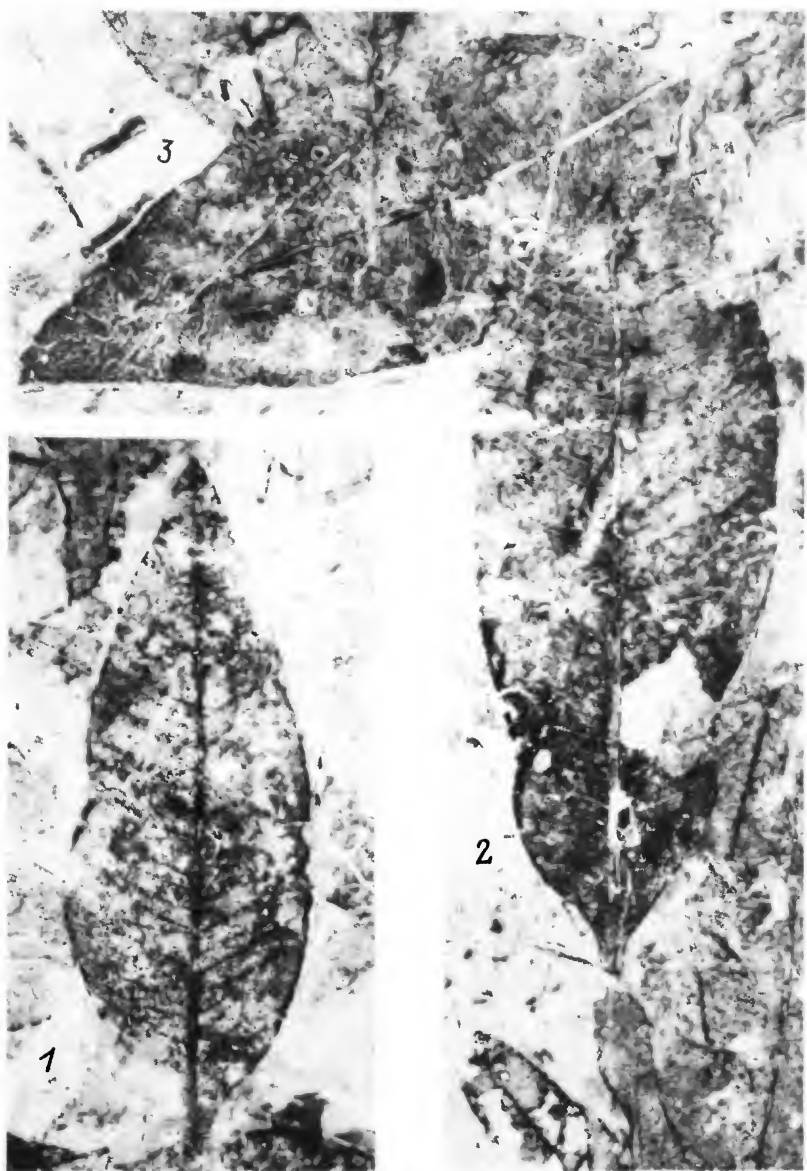


Таблица III. Изотипы *Paramyrtaciphyllum agapovii*, колл. БИН 959 (р. Кенгдей).

1 — обр. 247, широколанцетный лист; 2 — обр. 247, ланцетный лист; 3 — обр. 247, широколанцетный ли



Таблица IV. Участки нижней и верхней эпидермы листа *Paramyrtaeciphyllum agapovii*, колл. БИН 959, обр. 248 (р. Кенгдей).

1 — энциклоцитный устьичный комплекс и основные эпидермальные клетки нижней эпидермы, 2 — основные эпидермальные клетки верхней эпидермы, 3 — основание трихомы на верхней эпидерме, 4 — основание трихомы на мелкой жилке, 5 — основание трихомы на нижней эпидерме. Масштабная линейка: 1—5 — 10 мкм.

